


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES


LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON, D.C.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

HENRI DE LACAZE-DUTHIERS

MEMBRE DE L'INSTITUT DE FRANCE
(Académie des sciences)
PROFESSEUR D'ANATOMIE COMPARÉE ET DE ZOOLOGIE A LA SORBONNE
(Faculté des sciences)
FONDATEUR ET DIRECTEUR DES LABORATOIRES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
DE ROSCOFF (FINISTÈRE)
ET DE LA STATION MARITIME DE BANYULS-SUR-MER (PYRÉNÉES-ORIENTALES)
(Laboratoire Arago)
PRÉSIDENT DE LA SECTION DES SCIENCES NATURELLES
(Ecole des hautes études)

TROISIÈME SÉRIE

TOME QUATRIÈME

1896

PARIS

LIBRAIRIE C. REINWALD

SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS

15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

NOTES ET REVUE

I

L'ÉTYMOLOGIE DU MOT *POURPRE* EXPLIQUÉE PAR LES SCIENCES NATURELLES,

Par A. Dedekind,
Conservateur adjoint du Musée égyptien au Musée impérial de Vienne.

L'étude de la dissertation de Elias J. Bask, *De purpura*[1], qui parut il y a deux cent dix ans, m'a donné l'occasion d'examiner à fond la question qui y fut posée sur l'étymologie du mot πορφύρα. Cette dissertation est très rare[2] et ne se trouve que dans quelques bibliothèques suédoises. Celle de l'Université d'Upsala a eu la bonté de me confier, à Vienne, ce livre intéressant. J'exposerai le résultat de mes recherches, en y ajoutant de plus quelques remarques générales et intéressantes relatives à une considération sur l'ensemble de la dissertation du savant gothenbourgeois.

Le livre très remarquable de l'auteur suédois a le mérite d'avoir traité l'étymologie du mot πορφύρα avec une profonde érudition qui n'était pas habituelle à cette époque, trois ans avant la mort de la reine Christine de Suède. Ce mérite étymologique place la dissertation bien au-dessus de beaucoup d'œuvres des deux siècles passés, dans lesquels on s'occupa également de la pourpre, fait bien digne d'être loué tout spécialement. Le livre de Bask s'efforce surtout d'embrasser, autant que possible, toutes les opinions courantes au sujet de la pourpre, quoique l'ensemble des idées sur les branches diverses qui forment la science de la pourprologie fût, dans ces temps-là, encore très imparfait. Néanmoins, les recherches du savant Suédois se présentent comme une preuve des efforts les plus sérieux faits pour concentrer les diverses parties de la pourprologie. Et c'est aussi à cause de cela que cet ancien traité est d'une valeur très considérable.

Quoique l'examen de l'auteur, riche en connaissances, ne se rapporte qu'à la plus faible partie des recherches nombreuses qui forment la science immense de la pourprologie, les efforts du savant montrent qu'il désirait évidemment pénétrer de toutes manières tout ce qui était connu en ce temps-là.

[1] Voici le titre entier : « Dissertatio philosophica *de purpura* quam in nomine Dei ter opt. maximi, ex permissu amplissimi ordinis philosophici Upsalensis, præside Laurentio Norrmanno log. et metaph. prof. ord. publico eruditorum examini subjicit auctor Elias J. Bask Gothoburgensis ad diem si Deo videbitur 24 Martii an. 1686 in Aud. Gust. Majori. Upsalæ. » Cette dissertation nous montre une prédilection toute spéciale pour les sciences naturelles; elle contient 51 pages.

[2] Le grand pourprologue M. le docteur W. Adolphe Schmidt n'a connu que le titre de cette dissertation. Cf. W. Ad. Schmidt, *Die griechischen Papyrusurkunden der Kœnigl. Bibliothek zu Berlin*, Berlin, 1842, dans le troisième traité, *Die Purpurfaerberei u. der Purpurhandel im Alterthum*, § 4, *Literatur*, p. 99, note 1.

Comment le cercle de nos connaissances sur la pourprologie s'est-il élargi d'une façon vraiment gigantesque, comparé à ce qu'on savait lorsque l'auteur écrivait sa dissertation ? Il suffit de citer les recherches importantes faites en France quant au *spectrum* d'absorption fournie par la matière du *Purpura lapillus*, aux analyses chimiques [1] de ladite matière, aux expériences innombrables faites relativement à la pourpre avec des réactifs de toute espèce, aux essais de tous les moyens possibles de l'art de faire des photographies avec de la matière à pourpre [2] sensible à la lumière, etc., etc.

L'excellente dissertation d'Elias J. Bask contient beaucoup de parties pourprologiques qui nous invitent de pénétrer plus avant vers le fond de diverses questions que l'on n'aurait pas dû laisser si longtemps de côté.

Un point est, à proprement parler, l'origine de la pourprologie tout entière ; c'est la question de l'étymologie du mot πορφύρα, question qui est restée non résolue jusqu'à nos jours.

Le mémoire de M. le docteur W. Adolphe Schmidt sur la *pourpre de l'antiquité* (*Die Purpurfaerberei und der Purpurhandel im Alterthum*) aurait dû commencer, selon moi, par la fixation de l'étymologie du mot *pourpre*, car on n'a pas fait de telles recherches depuis deux cents ans.

[1] Cf. les recherches importantes faites par M. Augustin Letellier et publiées dans les *Comptes rendus* et dans les *Chem. News*. — Cf. *Jahrbuch für Photographie u. Reproductionstechnik für das Jahr* 1890, herausgegeben von Dr Jos. Maria Eder, 4 Jahrgang ; Halle a. S. 1890, p. 279. — *Photographische Mittheilungen.* Zeitschrift des Vereins zur Foerderung der Photographie der deutschen und schlesischen Gesellschaft v. Freunden der Photographie u. der photographischen Gesellschaft in Kiel. Herausgegeben von Prof. Dr Hermann W. Vogel. 26. Jahrgang. Berlin. Verlag von Robert Oppenheim, 1889-1890 ; p. 147 sq. (Sur la pourpre des anciens et sur la lumière). — Cf. *Annales des sciences naturelles*, Zool., 4e sér., t. XII ; H. de Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur la pourpre*, p. 35 sq. ; *Ibid.*, pl. I, fig. 1, animal de la *Pourpre lapillienne* vu par le dos, etc., etc.

[2] Cf. H. de Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur la pourpre*, *loc. cit.*, Paris, 1859, p. 23 sq. — P. 24 : « Une image était reproduite (en 1858) à Pornic (Vendée), à la Rochelle (Charente-Inférieure), à Agen (Lot-et-Garonne), en quatre ou cinq minutes, par un beau soleil, et cela vers la mi-août, fin du même mois et le commencement de septembre. Dans cette dernière localité, un portrait n'était fini qu'après trois quarts d'heure, par un ciel nuageux, mais laissant encore entrevoir, de temps en temps, de très pâles rayons de soleil. » — Notre maître a eu l'amabilité de m'envoyer à Vienne, en été 1896, et de me donner en présent, ces épreuves précieuses de photographie faites avec de la pourpre sur de la soie et faites déjà en 1858. Il y avait aussi le portrait du Nestor de notre science lui-même. La nuance de toutes ces photographies produites par la matière à pourpre de *Purpura hæmastoma* est un rouge violet prononcé. L'envoi, très intéressant, contenait aussi la photographie d'une gravure hollandaise avec beaucoup de détails. Outre cela, notre maître a eu la grande bonté de m'envoyer aussi des dessins très remarquables faits avec de la matière à pourpre sur du linge, sur de la toile fine. M. de Lacaze-Duthiers m'écrivit là-dessus : « Sur la soie, les reflets sont magnifiques ; sur le fil, la couleur est belle, mais n'a pas cette admirable transparence qu'elle offre sur la soie. » — En effet, la soie montrait une teinte ravissante. On connaît, pour ce charme délicieux, les expressions des anciens : αὐγή, φέγγος, *lumen*, *nitor*, *splendor*, *fulgor*, *color in suspectu refulgens*, *versicolor*, *splendens*, *sublucens*, *micans*, *ardens*, etc. — Cf.

J'ai essayé, comme on le verra plus loin, de donner la solution de ladite question *par la réunion de vues tirées de la linguistique et des sciences naturelles,* ce qui me sembla être le seul moyen pour résoudre définitivement cette question restée si longtemps non résolue.

Qu'il me soit permis maintenant de reproduire la citation étymologique de Bask, qui le fait entendre dans le paragraphe 2 de sa dissertation de la manière suivante : « Cæterum ut ipsa vocis purpuræ incunabula ante omnia lustremus, subit mirari, quod in ejus adserenda origine, mirifice varient doctorum sententiæ : adeo ut nonnulli sint, qui pro latina purpuræ propugnent origine et dictam velint quasi purum putum urens, respicientes per τὸ urere ad hebræum âvar, quod et ignem et lucem notat, unde gratiæ omnes splendoresque rebus conciliantur. Quibusdam græci natales arrident, et purpuram derivare satagunt, vel a πῦρ πῦρ ideo geminato, ut referat excitatam ignis splendescentiam ; vel a πόρον φέρειν ob meatum cruoris purpurei. Alii ab hebræo illam deducunt fonte, atque vel a *phârar*, separavit, vel a *pharâh*, rupit, propterea quod testa prius frangenda, quam obtineatur pretiosus ille succus. Isidorus, lib. XIX, XXVIII, puritatem lucis, purpuram denominare adserit. Nos πορφύραν vocem græcam, genuinam purpuræ matrem facimus, tam ob ratio-

W. Adolphe Schmidt, *loc. cit.*, p. 157. — Quant à la nuance de ces épreuves photographiques et des dessins faits, en 1858, par notre maître avec de la matière à Pourpre, on y voit confirmée parfaitement la justesse des mots de Gœthe qui se trouvent dans son *Mémoire sur les couleurs* : « La pourpre flotte sur les bornes du rouge et du bleu et gravite tantôt à l'écarlate, tantôt au violet. » Cf. W. Adolphe Schmidt, *loc. cit.*, p. 104. — Cf. H. de Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 58, note 2 : « Das Blaurothe durch die Purpurschnecke. » — Cf. les expressions pour la *pourpre rouge* et la *pourpre violette,* en hébreu *argaman* et en assyrien *ar-ga-man-nu* : c'est de la pourpre *rouge*, et *thekéleth*, correspondant au mot assyrien *ta-kil-tù*, do la pourpre *hyacinthe* ou *améthyste*. — Cf. l'inscription prismatique de Sennacherib (705-681 avant notre ère), la variante de col. III, ligne 36 sq. ; Fr. Delitzsch, *Assyr. Lesestuecke*, 3[e] édit., p. 116, *in fine*.

Ces deux couleurs étaient, en effet, les pôles de variétés vraiment incroyables des nuances qui s'offraient surtout sur le fil teint par M. de Lacaze-Duthiers avec de la matière de *Murex trunculus*. Ces couleurs changeaient entre le plus beau bleu de ciel et le brun, tandis que les épreuves faites avec de la matière à pourpre de *Purpura hæmastoma* étaient toutes *cramoisies*. Les nuances dudit cramoisi changeaient entre le rose et entre un cramoisi foncé qui arrivait presque au *noir*. Je n'avais jamais vu des couleurs plus intéressantes que celles qui m'ont été communiquées.

Quant aux vêtements de soie antiques et pourprés (*de vestibus holoberis*), cf. W. Ad. Schmidt, *loc. cit.*, p. 188, 194 ; J. G. Schneider, dans son *Mémoire sur l'art de teindre avec de la pourpre chez les Espagnols de l'Amérique australe* ; dans Don Antonio de Ulloa, *Physikalische u. histor. Nachrichten vom suedlichen u. nordoestlich. America,* traduit par J. A. Dieze, II, Leipzig, 1781, p. 395. — Les épreuves pourprologiques faites par M. de Lacaze-Duthiers ont été faites sur lesdits textiles avec de la matière crue, qui n'était donc point cuite. Les anciens cuisaient ordinairement la pourpre. Ce procédé durait quelquefois même *dix jours*. Cf. J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 400 ; M. Réaumur, *Mémoires de l'Académie de Paris,* 1711, p. 184. — Quant à la coutume de teindre avec de la matière à pourpre *crue*, aux bords de Guayaquil et dans l'arrondissement du port Nicoya (qui appartient à la province Guatemala) et sur le cap Santa Elena, cf. J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 428 sq.

nem analogicam mutatarum literarum, quam æquivalentem significationem, nec non utrinque derivatorum pulcherrimam harmoniam. »

Pas un seul des sémitistes que j'ai interrogés sur cette opinion qu'il pouvait y avoir une racine hébraïque dont le mot πορφύρα serait né, n'était disposé de s'attacher aux raisons données par le savant suédois.

M. le professeur David Heinrich Muller, de l'Université de Vienne, avait parfaitement raison en me communiquant son opinion et sa conviction qu'il devait y avoir une racine indo-germanique de laquelle le mot πορφύρα était dérivé.

C'est cette remarque qui m'a guidé dans cette recherche et conduit dans la juste voie ; et à l'occasion d'une conversation que j'avais sur ce sujet, quelques jours après cela, avec M. le professeur Frédéric Muller, notre Nestor autrichien dans les recherches indo-germaniques, celui-ci eut l'amabilité de me communiquer sa pensée que la racine indo-germanique *bhur* et l'*intensivum* *bhar-bhur* se liaient avec le mot πορφύρα. La signification de *bhar-bhur* est « se remuer vivement, s'irriter, se débattre, être houleux, se mouvoir rapidement, étinceler, papilloter, gigoter ». On dit, par exemple, d'un *poisson* pris et s'agitant : « *Bharbhur-iti*, il se remue excessivement, il se débat. »

Ces éclaircissements excellents, que ledit savant m'en donna, s'accordent parfaitement avec les explications que F.-C.-August. Fick en donne, puisque celui-ci dit [1]: « *Bhur, bhurati,* se mouvoir rapidement, palpiter, ondoyer, enrager ; intensivement *bharbhur;* — sskr. *bhur, bhurati,* se remuer, palpiter; *pari-bhur,* palpiter tout autour; *bhur-anyati,* être inquiet, mettre en mouvement, turbulent, mouvoir de la sorte que toutes les parties soient mêlées ensemble ; *bhurn-i,* remué, furieux ; intensivement *jarbhur-îti* pour *barbhur-îti,* il palpite, il est inquiet ; — φύρω, je pétris, je remue, j'entremêle ; intensivement πορφύρει = sskr. *jarbhur,* il se meut rapidement; φυράω, je remue ; — lat. *furit* = sskr. *bhurati,* il enrage ; *Fur-ia f.,* formellement = ksl. *burja,* en russe *burja f.,* tempête, révolte, rébellion. »

Ce fut M. le professeur Frédéric Muller qui eut la bonté de me conduire jusqu'au substantif de la racine du mot *pourpre,* en partant du point de vue spécifiquement linguistique. Il m'a rendu par ses avis un service marqué ; je ne saurais assez le remercier pour moi et pour la science.

Ce mot indo-germanique *bharbhour* a une signification qui s'applique à la *pourpre,* car *l'expression cadre parfaitement avec la nature de la matière produisant la couleur,* parce que la matière fraîche, en changeant très rapidement et très vivement quand les rayons du soleil la frappent [2] (comme M. de Lacaze-Duthiers l'a si bien peint), montre une fluctuation très vive, un changement perpétuel des couleurs, une manière de développement très inquiète et très indécise jusqu'à ce que la couleur soit devenue définitive.

M. le professeur Frédéric Muller n'était pas fixé sur cette partie physique

[1] F. C. August Fick, *Woerterbuch der indogermanischen Grundsprache,* Goettingen, 1868, p. 130. — Dans la plus nouvelle édition (IV), 1890, t. I, p. 97, *sub voce* BHÉRU.

[2] Cf. H. de Lacaze-Duthiers, *loc. cit.* p. 7 : «... quand le soleil l'aura frappé ».

de la pourpre; et après que je lui eus montré la valeur de la signification du mot *pourpre*, d'après la racine indo-germanique ***bharbhour***, en l'opposant à la nature optique de la substance primitive, il reconnut que la signification du mot *pourpre*, expliqué d'après cette racine, était fondée réellement et dérivait de la *nature* des changements de la matière fraîche.

S'il existe une science quelconque où un passage d'un livre de M. le docteur Oskar Seyffert[1] pourrait être bien appliqué, c'est surtout la pourprologie, science complexe et si étendue qu'on peut se réjouir de ses progrès.

M. Seyffert, en exposant la méthode des recherches du grand philosophe de Stagire, s'exprime ainsi : « Sa méthode est la méthode de la critique empirique ; il recherche partout des faits, il les rapproche aussi complètement que possible, afin de trouver par cela même des points de vue généraux, et parvenir à leur aide à l'arrangement systématique de la matière et à la connaissance de l'essence des choses, à la connaissance *du fond de la cause des faits*. Car c'est le pourquoi des choses qui lui fournit le savoir le plus important ; et c'est pour cela que la philosophie, cherchant les dernières causes pour l'amour de la chose elle-même, est la plus parfaite et la plus libre des sciences. »

Pour montrer évidemment que cette méthode est justement la plus avantageuse aussi pour la pourprologie, je me permets d'exposer maintenant à mes très honorés confrères l'essai d'explication de l'étymologie du mot *pourpre*. Mes modestes recherches uniront des matériaux purement philologiques à d'autres purement d'histoire naturelle pour arriver par là à la preuve la plus convaincante de la justesse du fait que c'est la racine indo-germanique *bhur*, respectivement l'*intensivum : bharbhur*, en prononciation française *bharbhour*, d'après laquelle notre mot *pourpre* est dérivé ou autrement dit que *l'idée* se rattachant au mot *bharbhour* est la cause qu'on a choisi justement les éléments de ce mot pour arriver à désigner la *pourpre*.

Comment expliquer que ce mot *bharbhour* est le primitif de notre expression *pourpre?*

Qu'est-ce donc que le fait du trouble, de l'inquiétude d'un état ondoyant, d'une rébellion (et c'est le sens intime de la signification de la racine indo-germanique) ayant servi à former le mot πορφύρα[2]?

C'est ce mot grec que M. Daniel Sanders[3] considère comme étant la plus ancienne aïeule que l'on peut montrer dans l'arbre généalogique des noms indo-germaniques pour la reine des couleurs hautement vantée et née de l'écume des mers. Mais M. Sanders n'explique pas d'un seul mot pourquoi cette matière de couleur fut nommée justement par cette expression spécifique.

Je me permets donc d'en donner une explication complète, car il me semble

[1] Dr Oskar Seyffert. *Lexicon der Klassischen Alterthumskunde*, Leipzig, 1882, p. 68.

[2] Πορφύρα, remontant à la forme primitive indo-germanique *bharbhura*, devint, en grec primitif, φορφύρα, et cela se développa (comme φέ-φυκα, χέ-χυκα, à πέφυκα, κέχυκα) à πορφύρα.

[3] Dr Daniel Sanders, *Woerterbuch der deutschen Sprache* (Dictionnaire de la langue allemande), II, 1, Leipzig, 1863, p. 606 : « *Purpur*, dérivé du grec πορφύρα, en latin *purpura* (cf. Eppendorf, 125 sq.), en gothique *paurpura* », etc.

être clair (et l'on m'approuvera) qu'il faut joindre à l'origine purement linguistique, quoiqu'elle soit de la plus excellente qualité, un autre fait pour l'expliquer et la vivifier. Car sauf cela, la racine *bharbhour* serait comparable, avec l'explication du mot *pourpre*, à la flûte d'Hamlet vis-à-vis de celui qui ne sait pas jouer de l'instrument.

J'ai indiqué déjà plus haut la vraie cause de l'imposition du nom *pourpre* à la substance de la couleur fournie par les animaux marins, et j'ai montré que c'est la fluctuation des plus brillantes nuances, la révolte optique des couleurs les plus délicieuses qui a fait appliquer le mot *bharbhour* à ce spectacle merveilleux. C'est donc la signification la plus exacte provenant de ce phénomène admirable que notre maître a si bien peint dans son mémoire sur la pourpre [1].

Il y décrit la succession des teintes ravissantes qui se développent dans la matière fraîche à pourpre pas encore exposée à la lumière, c'est-à-dire de la matière blanchâtre [2] originaire et peu apparente ou de la matière grisâtre [3] ou jaunâtre [4], de la manière suivante qui est très intuitive :

« En suivant le développement de la couleur, soit du *Murex trunculus*, soit des autres espèces (notre maître mentionne dans son mémoire : *M. brandaris* Linn., *M. erinaceus*, *Purpura lapillus* et *P. hæmastoma* ou pourpre à bouche de sang ou, comme les pêcheurs des îles Baléares [5] l'appellent, *Corn de fel*), surtout par un ciel nuageux, on voit, chose curieuse, le développement successif des couleurs simples qui, par leur mélange, forment les couleurs composées.

« Ainsi de blanche, la matière devient jaune : voilà une première couleur simple; puis c'est le bleu qui se développe, et alors, avec le jaune qui existe déjà, il apparaît évidemment du vert. Le bleu va toujours augmentant, tandis que le jaune semble disparaître, aussi se fonce-t-il; et ceci est très marqué pour la matière du *Murex trunculus*. A ce moment donc, la matière, après avoir été jaune clair, jaune verdâtre, puis verte, vert bleuâtre, devient bleuâtre sombre.

« Le rouge se produit en dernier lieu et forme, avec la couleur bleue, le

[1] *Loc. cit.*, p. 7, 71, 72, etc., etc.

[2] *Loc. cit.*, p. 38: la matière purpurigène, comme blanc jaunâtre. — Troisième alinéa : la matière blanchâtre.

[3] *Ibid.*, p. 22 : « Quand on enlève la matière qui doit devenir pourpre du lieu où elle se trouve... elle est *blanche* ou *légèrement jaune.* » Dans le *Purpura lapillus*, elle varie entre le *blanc* et le *jaune*. Dans la Pourpre hémastome, de même dans les *Murex* (H. de Lacaze-Duthiers en mentionne, dans son Mémoire, les espèces suivantes : *Murex brandaris* Linn., *Murex trunculus, Murex erinaceus*), la teinte est parfois un peu *grisâtre*.

[4] *Ibid.*, p. 40 : teinte olivâtre. — P. 7 : « Les traits formés par sa petite baguette de bois étaient *jaunâtres*. Il n'y paraîtra guère? lui disais-je. — Ce deviendra *colorado* (rouge), me répondait-il, *quand le soleil l'aura frappé*. »

[5] Cf. Don Michele Rosa, *Delle Porpore*, etc., Modena, 1786, p. 292, note 199 : « E' notabile in questo genere delle materie vestiarie l'uso de' popoli *Balearici. Hi primi hominum feruntur gestasse tunicas late prætextas*. Strab., *Geogr.*, lib. III, p. 168. »

violet, qui, on le comprend, sera d'autant plus voisin du bleu ou du rouge, que celui-ci se sera moins ou plus développé. »

J'ai cité ce passage très remarquable complètement, parce qu'il dérive du pourprologue le plus marquant et le plus célèbre de nos contemporains, qui a observé lesdits faits lui-même, et cela beaucoup de fois, d'abord dans le port de Mahon appartenant aux îles Baléares, qu'il faut ranger parmi les lieux où se trouvaient les manufactures de pourpre les plus connues de l'antiquité [1].

On pourrait présenter une foule de preuves à l'appui de l'étrange phénomène mentionné plus haut; ainsi la princesse ou l'impératrice Eudocia (ou Eudoxia), vers la fin du onzième siècle de notre ère, l'avait connu.

Voici une liste des naturalistes ou d'auteurs [2] qui ont mentionné, pendant les derniers siècles, le phénomène optique et qui sont le plus connus :

1) L'Anglais William Cole, de Mineherd, qui découvrit, en 1685, des Mollusques qui donnaient de la pourpre, aux bords de Somersetshire et de Walis méridionale [3]. Il faisait des recherches à pourpre avec un buccin anglais ayant des sillons traversiers. On voit représenté ce mollusque dans la continuation Chemnitzienne de l'œuvre de Martini sur des coquillages (pl. 126, fig. 1212-1214) et dans les *Acta Fruditorum* Lips, 1686 [p. 620], tab. 15, n. 2, 4, 5.

Il observait que la matière à pourpre fraîche tirée de ces Mollusques, déposée sur de l'étoffe blanche, de la laine, de la toile, de la soie [4], la teignait d'abord en vert clair, et que cette couleur se changeait en peu de minutes en vert foncé, puis en vert de mer, bleuâtre et pourpre clair. Quand le suc de Pourpre avait resté quelques heures noyé dans la lumière du soleil, il devenait rouge foncé de pourpre. Alors c'était la plus belle pourpre que rien ne pouvait plus changer [5]. — Cf. F. H.W. Martini, *Conchylien-Cabinet III*, p. 300.

Combien Julius Pollux, contemporain de l'empereur Commode, a eu raison de dire [6] : Χαίρει δὲ ἡλίῳ ὁμιλοῦσα τῆς πορφύρας ἡ βαφὴ καὶ ἡ ἀκτὶς αὐτὴν ἀναπυρσεύει,

[1] Cf. W. Adolphe Schmidt, *loc. cit.*, p. 169.

[2] Car Cav. Don Michele Rosa et W. Adolphe Schmidt, par exemple, ne furent que des philologues.

[3] Cf. *Philosophical Transactions* de 1685, p. 1278. — N. Hamb. Mag. XIV, 488.

[4] Cf., sur des vêtements antiques de soie pourprée, W. Adolphe Schmidt, *loc. cit.*, p. 188, 194.

[5] Cf. J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 405. — Jos. Mar. Eder, *Ausfuehrliches Handbuch der Photographie*, I, 1 ; 2. Aufl. (Halle a. S., 1891), p. 14. — M. le docteur Eder a le mérite d'avoir essayé pour la première fois, dans son œuvre, d'écrire une histoire des observations faites sur la sensibilité de la matière de la pourpre, sous l'influence de la lumière. L'auteur a cru que la princesse (ou l'impératrice) Eudoxia est la personne la plus ancienne ayant connu ce fait. Mais combien est plus ancienne la garantie que nous offre le langage ! C'est sur cette preuve tirée de la linguistique qu'est basé mon mémoire ci-dessus. Au reste, des passages de Julius Pollux, Ὀνομαστικόν, I, 49 ; de Philostrate, *Icon.*, lib. I, 28 : d'Aristote, *De colorib.*, 2 (p. 737, ed. Casaub. ; t. I, p. 1210, ed. Duval), et beaucoup d'auteurs des derniers siècles auraient dû être cités dans ledit chapitre de M. Eder.

[6] Ὀνομαστικόν, I, 49. — Julii Pollucis, *Onomasticon cum annotationibus interpretum. Curavit Guilielmus Dindorfius.* Lipsiæ, 1824 (6 part., 5 vol.), I, p. 17.

καὶ πλείω ποιεῖ καὶ φαιδροτέραν τὴν αὐγήν, ἐκφοινισσομένην ἐκ τοῦ ἄνω πυρός (Amat soli exponi purpura, radiisque ejus magis efflorescit, etc.) [1].

2) Le père Plumieu [2] (1703).

3) De Jussieu (1709).

4) M. Réaumur (1711).

5) Duhamel du Monceau (1736).

6) Le Danois M. Stroem (1769).

7) L'Italien J. Bapt. Capello (1775).

8) L'Espagnol Don Juan Pablo Canals y Marti [3] (1779).

9) L'Italien Amati (la troisième édition de sa célèbre œuvre parut en 1784).

10) L'Italien Cav. Don. Michele Rosa (1786).

11) L'Italien Bartolomeo Bizio (1835).

12) L'Allemand W. Adolphe Schmidt (1842, *loc. cit.*, p. 127 sq., note 1).

13) Le Français M. Sacc (1854).

14) M. Félix-Joseph-Henri de Lacaze-Duthiers (1858), Nestor des pourprologues.

Les observations de M. Duhamel du Monceau sur la sensibilité de la matière fraîche de la pourpre sous l'influence de la lumière et sur le changement des couleurs, quand le soleil les frappe, se trouvent déjà mentionnées vers le milieu du siècle passé dans une dissertation suédoise très rare de M. Benedictus Roswall (Lundini, 1750) [4].

Ce petit ouvrage excellent est resté inconnu, quant au contenu, au grand pourprologue W. Adolphe Schmidt, qui n'a connu que le titre de cette dissertation, non plus que la dissertation *De purpura* écrite par Elias J. Bask.

[1] Cf. Cav. don Michele Rosa, *Delle porpore e delle materie vestiarie*, Modena, 1786, p. 22, n. 22 : « Et lux eam inflammat, splendoremque ejus reddit pleniorem splendidiorem et cœlesti igne coruscantem. » — Cf. Benedictus Roswall, *Dissertatio de purpura*, Lundini, 1750, p. 10 : « Tinctura vero purpuræ solem amat, etenim hujus illustrata radiis majorem lætioremque splendorem purpureo colore corruscantem a supero igne concipit. » — J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 392. — W. Ad. Schmidt, *loc. cit.*, p. 127, n. 1.

[2] *Mémoires de Trevoux*, 1703, septembre, p. 167. — Plumier, de Jussieu, Stroem et les derniers noms cités en haut ne se trouvent pas chez M. le docteur J. M. Eder. — Cf. H. de Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 13 sq. — Les recherches de Plumier et de Stroem se trouvent mentionnées chez J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 405 sq. ; p. 393, 394, 416, 420 sq., 426. — Cf. Martini, *loc. cit.* (Nürnberg, 1777), p. 302).

[3] Cf. H. de Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 15 sq. : « Il y établit que beaucoup d'espèces peuvent servir à teindre, que dans les Indes, comme dans l'Amérique, beaucoup de *Caracols* (coquillages, Limaçons. — Cf. J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 430, *in fine* : « *Caracocillos* s'appellent les fils teints avec le suc des pourpres » : p. 431 : « *Caracol* est le mot en espagnol pour Limaçon ») sont mis à profit par les teinturiers, et que *les changements de couleur y sont connus.* »

[4] Le titre complet de cette œuvre est : « Dissertatio gradualis *de Purpura*, quam venia amplissimi senatus philosoph. in Regia Acad. Carolina sub præsidio Dni Sven Bring histor. prof. Reg. et ord. publico examini submittit Benedictus Roswall, Ostro-Gothus, in Audit. Maj. die XXVII Julii an. 1750... Lundini... » — Cf. *Ibid.*, p. 14 sq.

Les bibliothèques des Universités d'Upsala et de Lund ont eu l'amabilité de me prêter ces livres très rares ou introuvables à Vienne.

Roswall parle des observations faites par M. Duhamel de la manière suivante : « Renovavit nuper eadem experientiam C. Duhamel circa littora Provinciæ versatus, inventis cochleis, quæ colorem inducunt purpureum, quem ipsi *ardentissimi solis radii animant atque excitent.* Sed audiatur *Journal des savants,* anno 1742, ubi ita de succo in inventis conchis detecto scriptum legitur : *Ce suc visqueux considéré d'abord dans l'animal est blanc, lorsqu'il est sain. Mais à peine l'a-t-on exposé au soleil, qu'il devient d'un vert pâle, puis jaunâtre, ensuite bleu, et enfin il passe à la couleur rouge, devient en moins de cinq minutes d'une couleur pourpre très vive et très foncée.* »

Une relation succincte sur le phénomène, faite par l'Anglais Th. Forges, se trouve dans la même dissertation de Bened. Roswall [1]. Ce passage est très intéressant. Le voici :

« Hactenus Scheuchzer. At longe clarius et melius nostri ævi conchas purpureas descripserunt alii. In primis purpuram americanam concham [2] accurate describit Th. Forges in suo *Catalogue of many Natural raritys,* ubi ita p. 25 commentatur : « A true Purplefish [3], that sticks to the Rocks. It is « an insect of the sea composed of many hard shels lay'd over one another, « like the scales Woodlice. I walking by the seaside to search after the se- « crets of nature found one of them in the *Westindies,* bout woundred at the « variety of colours, wherewith it stamed my hand. For first it was green, « then blew, afterwards purple, and lastly a beautiful Read. »

En terminant l'énumération des ouvrages *modernes* justificatifs du changement des couleurs, c'est-à-dire relatifs à la *manière inquiète* de la matière fraîche de la pourpre exposée à la lumière, je donnerai encore deux citations.

L'une est de l'Anglais William Smith [4], et l'autre est de l'Autrichien J.-M. Eder [5].

[1] B. Roswall, *Dissertatio gradualis de Purpura,* Lundini, 1750, p. 12 et 13.

[2] Cf. don Michele Rosa, *Delle porpore e delle materie vestiarie presso gli Antichi,* Modena, 1786, p. 28, où il parle des Pourpres aux rivages de l'Amérique centrale (a Nicoja nella Provincia di Guatimala) : « ... di sommo prezzo per lo splendore e vivacità del colore. Che questa tinta si fa passando il filo o materia per quel liquore senz' alcun' altra preparazione, e che *il color prima biancastro, poi verde, diventa alfin Porpora coll' asciugarsi.* »

Cf. J. G. Schneider, *loc. cit.,* p. 428 sq., sur les pourpres du port de Nicoja ; p. 429 : « D'abord, cette couleur est blanche comme du lait, ensuite elle devient verte et enfin rouge de pourpre. »

[3] Cf. H. de Lacaze-Duthiers, *loc. cit.,* p. 19 sq. — P. 20. : « Jamais Pline, au paragraphe XXXVI, n'a parlé d'un Poisson. » — P. 19 : « Il n'est possible à personne de reconnaître un coquillage sous cette expression : *Un Poisson de mer, appelé* Pourpre, *fournit cette riche teinture...* Quel embarras pour celui qui n'est pas naturaliste, qui connaît seulement, comme tout le monde, que le Poisson n'est pas un coquillage, et réciproquement ! »

[4] William Smith, *Dictionary of Greek and Roman geography,* vol. II, London, 1857, p. 616 (Phœnicia, VIII. Manufactures, commerce and navigation).

[5] Joseph Maria Eder, *Ausfuehrliches Handbuch der Photographie,* I, 1 ; 2. Auflage

M. Smith dit : « The fluid... is of a yellowish, white, or cream colour, and smells like garlic. If applied to linen, cotton, or wool, and exposed to a strong light, it successively becomes green, blue, red, and deep purple. »

M. Eder, enfin, donne la description suivante dudit phénomène : « La pourpre des anciens ne se développe que sous l'influence de la lumière. La sécrétion colorante des Mollusques est, au commencement, jaune pâle. Exposée à la lumière, elle devient teinte en pourpre, même appliquée sur de la toile... Une pièce de toile blanche teinte avec cette matière passe par le jaune, le vert, le bleu, et devient, enfin, de la pourpre ou de l'écarlate. La clarté du jour est absolument nécessaire, afin que le développement des couleurs se produise. On peut conserver la sécrétion dans l'obscurité autant d'années qu'on le veut ; mais, quand la matière vient au jour, le changement des couleurs survient tout de suite. »

M. Eder dit [1] : « Il nous semble très remarquable que les anciens auteurs, surtout Aristote, Vitruve, Pline, ne mentionnent, en aucun lieu de leurs divers récits sur la pourpre, par un seul mot, que le soleil doit coopérer quand la couleur magnifique prend origine [2]. »

La citation la plus ancienne sur la grande influence des rayons du soleil sur la matière fraîche de la pourpre, que M. Eder ait connue, est celle de l'impératrice Eudocia (ou Eudoxia) Macrembolitissa. Cette savante, née dans la pourpre, en a fait mention dans son œuvre Ἰωνιά, c'est-à-dire « jardin de violettes », dictionnaire historique-mythologique de la fin du onzième siècle de notre ère [3].

(Halle a. S., 1891), p. 165 (dans le troisième chapitre : « Chemische Wirkungen des Lichtes und dessen Beziehungen zu Waerme und Electricitaet. »

[1] *Loc. cit.*, p. 6.

[2] Cf. J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 411 : « Réaumur est surpris de ce qu'Aristote et Pline, en aucun lieu où ils parlent de la teinture avec de la pourpre, ne disent un mot sur le changement curieux des couleurs. » — Au contraire de cette opinion quant à Pline, cf. H. de Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 63 : « Il est important de remarquer que ce changement de couleur, comme la fétidité de la matière, *était connu des anciens ;* on en jugera par le passage suivant ; « Mais où est le mérite des « couleurs conchyliennes ? L'odeur en est infecte à la teinture, et la nuance en est « d'un *vert attristant* et semblable à celui de la mer en courroux. (Pline, *loc. cit.*, « IX, 60 : Sed unde conchyliis prætia ; queis virus grave in fuco, color austerus in « glauco, et irascenti similis mari ?) » On doit remarquer que M. H. de Lacaze-Duthiers ajoute que Pline fait connaître la *première couleur verte* et, par conséquent, ainsi qu'on a pu l'observer dans les citations d'Aristote, que la teinte violette arrivait plus tard.

En tout cas, M. Eder n'aurait pas dû oublier, dans l'énumération historique des témoignages de l'observation, que la matière fraîche de la pourpre est sensible à la lumière, ni Philostrate (*Icon.*, lib. I, XXVIII, p. 804 : δοκοῦν γὰρ σκυθρωπάξειν, ἕλκει τινὰ παρὰ τοῦ ἡλίου ὥραν, καί τῷ τῆς σίδης ἄνθει ῥαίνεται : la pourpre tyrienne — car Philostrate parle de φοινικῆς ἁλουργίας — a un aspect sombre et reçoit sa beauté par le soleil ; par cela, elle obtient la *nuance de la fleur de grenade*), ni Aristote (*De color.*, *r.* 2, p. 737, ed. Casaub. ; T. I, p. 1210, ed. Duval), ni le passage cité déjà en haut de Jul. Pollux (Ονομαστικόν, I, 49.)

[3] Cf. J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 385 et 392 : «... selon l'auteur, d'où Pollux et

M. Eder aurait pu citer aussi, comme je crois, Isidore. Car, selon l'explication de celui-ci, le mot *purpura* dérive *a puritate lucis*[1]. Quoique cette dérivation soit évidemment un badinage étymologique des anciens, cette explication met en évidence ce fait, que le savant espagnol connaissait, que l'éclat du soleil détermine le plus efficacement le charme dudit changement des couleurs.

Comme je l'ai déjà dit: ni Philostrate (*Icon.*, lib. I, 28[2]) ni Julius Pollux (Ὀνομαστικόν, I, 49[3]), ni Aristote (*De color.*, c. 2; p. 737, ed. Casaubon; T. I, p. 1210, ed. Duval[4]), n'auraient dû être omis dans l'énumération historique des témoignages des observations que la matière fraîche de la pourpre est sensible à la lumière.

Mais combien est plus ancienne que ces témoignages, datant de l'époque des empereurs Septimius Severus et Commodus et d'Alexandre le Grand, la preuve si convaincante que donne la linguistique indo-germanique, éclairée par les sciences naturelles, de l'impressionnabilité de la matière fraîche à la lumière, qui avait été observée bien avant l'époque d'Homère.

Car personne ne sait mieux que le philologue que les mots ἁλιπόρφυρος et πορφύρεος, qui se trouvent dans Homère pris avec le *sang* et des *textiles* au sens de « teint en pourpre », ne sont pas plus nés du style du chantre de *l'Odyssée* et de *l'Iliade* que Minerve n'est sortie de la tête de Jupiter.

Qui peut juger combien de temps avant Homère ces expressions grecques étaient déjà usitées !

Il est donc prouvé par l'étymologie du mot *pourpre*, confirmée par l'étude des sciences naturelles, que la racine indo-germanique de πορφύρα repose sur l'observation fort ancienne de la sensibilité de la matière à pourpre fraîche, soumise à l'action de la lumière. Ainsi donc, le témoignage de l'observation

Eudocia ont pris leurs rapports sur l'art de teindre avec de la pourpre. » — Dr Johann Georg Theodor Graesse, *Handbuch der allgemeinen Literaturgeschichte allerbekannten Voelker der Welt*, etc., 2. Band, 2. Ausgabe, Leipzig, 1850, p. 194 sq. — Pauly, *Real-Encyclopaedie der class. Alterthumswissenschaft*, III, Stuttgart, 1844, p. 262 sq.: « Eudocia ou Eudoxia, avec le surnom *Macrembolitissa*, impératrice byzantinienne très érudite, fille de Constantin VIII et l'épouse de Constantin Ducas (Graesse dit: Constantinus Ducas X) et puis de Romanus III jusqu'à 1071, quand Michaël VI s'empara du trône et fit enfermer Eudoxia dans un couvent. C'était là où elle écrivit une œuvre qui existe encore sous le nom Ἰωνιά (Jardin de violettes). » Villoison a fait imprimer ledit ouvrage.

[1] Cf. Elias J. Bask, *Dissertatio de purpura*, Upsalæ, 1686, p. 2: « Isidorus, lib. XIX, XXVIII, puritatem lucis purpuram denominare adserit. »

[2] Cf. August Pauly, *Real-Encyclopaedie der classischen Alterthumswissenschaft*, V, Stuttgart, 1848, p. 1530 sq., sub voce *Philostrati*. Philostrate, qui a écrit deux œuvres contenant des descriptions de tableaux (εἰκόνες), fut un contemporain de Septimius Severus et est mort au troisième siècle de notre ère.

[3] Cf. A. Pauly, *Ibid.*, IV, p. 504 sq. — Julius Pollux fut un contemporain de l'empereur Commodus. — Cf. J. G. Schneider, *loc. cit.*, p. 386.

[4] Τὸ δ'ἁλουργὲς εὐανθὲς μὲν γίνεται καὶ λαμπρόν, ὅταν τῷ μετρίῳ λευκῷ καὶ σκιερῷ κραθῶσιν ἀσθενεῖς αἱ τοῦ ἡλίου αὐγαί. — Cf. W. Ad. Schmidt, *loc. cit.*, p. 128, note.

de ce phénomène curieux doit être reporté bien au delà de la savante impératrice Eudocia, dans l'antiquité la plus reculée.

Et, en effet, le spectacle merveilleux de l'instabilité des nuances de la matière de la pourpre sous les rayons du soleil, ne pouvait pas être mieux exprimé que par l'expression indo-germanique *bharbhour*.

II

NOTE.

La feuille des *Notes et Revue* était presque complète quand la rédaction des *Archives* a reçu de M. Dedekind quelques nouveaux renseignements sur la pourpre accompagnée d'un cliché reproduisant des dessins fort curieux de *Fabius Columna* qu'il a paru utile de joindre ici.

NOTE DE M. DEDEKIND.

QUELQUES MOTS EXPLICATIFS DE LA PLANCHE DE *FABIUS COLUMNA*.

« Voici une reproduction d'une planche tirée d'un ouvrage de *Fabius Columna* : « Aquatilium et terrestrium aliquot animalium aliarumque natura- « lium rerum observationes. Fabio Columna auctore » (Rome, 1606). Cette œuvre, qui contient 73 pages, est la seconde partie d'un livre qui porte le titre : « Minus cognitarum stirpium aliquot, ac etiam rariorum nostro cœlo « orientium ἔκφρασις qua non paucæ ab antiquioribus, Theophrasto, Diosco- « ride, Plinio, Galeno, aliisque memoratæ declarantur, officinarum usui per- « quam utiles : *Fabio Columna* auctore. Item de aquatilibus, aliisque anima- « libus quibusdam paucis libellus, *eodem auctore*. Omnia fideliter ad vivum « delineata, aereisque typis expressa... Opus nunc primum in lucem editum. « Romæ, 1606. »

« La reproduction de cette planche qui montre trois espèces de Murex que Columna appelle dans le texte :

« 1) *Purpura major* pelagia exotica corniculata ;

« 2) *Murex Marmoreus pelagius;*

« 3) *Purpura* altera *muricata,* sive Murex rostratus parvus »,

a pour but de rappeler à la mémoire des auteurs les écrits de Fabius Columna sur la pourpre, surtout son « Tractatus de Purpura, aliisque testaceis rariori- « bus » dont le « Caput I » porte le titre : « De Purpura Testaceo, Purpuram « fundente, et ejus animali ».

« J. D. Major a le grand mérite d'avoir publié de nouveau, en 1674, le mémoire de *Fabius Columna* sur la pourpre dans un ouvrage qui porte le titre : « *Fabii Columnæ*, Lyncei, Nobilis Neapolitani, Genere Romani, opuscu- « lum de *Purpura* Romæ primum, an. 1616, editium, et nunc iterum luci « datum opera ac studio *Iohasen-Danielis Majoris*, medicinæ D. cujus novis- « sime accesserunt *annotationes quædam*. Kiliæ, 1674 ». Lesdites *annotationes* de Joh.-Dan. Major, qui contiennent sur 114 pages 15 *annotationes* d'un

haut intérêt, sont presque inconnues aujourd'hui. Le titre de ce travail extrêmement remarquable est: « *Johasen-Danielis Majoris* in *Fabii Columnæ* tractatum de *Purpura*, studio suo editum, Annotationes : quibus annexa est « amplissima, atque ideo ab aliis indigestæ relictæ Ostracologiæ, conveniens « distributio, ad conclavia principum aut aliorum, quo ad hanc etiam naturæ « partem, accuratius disponenda. Kiliæ, 1675. »

C'est M. le bibliothécaire et professeur Dr Otto von Heinemann, de la bibliothèque ducale de Wolfenbuettel (duché de Brunswick) qui a eu la très grande amabilité de prêter à M. Dedekind l'œuvre extrêmement rare de Joh.-Dan. Major, à Vienne, tandis que l'œuvre très rare aussi de Fabius Columna dont on voit ici la reproduction de la planche (sur p. 60 de Columna) lui a été confiée par la bibliothèque impériale de Vienne.

« Chaque ami sérieux de la pourprologie, dit M. Dedekind, doit lire avec plus de soin les anciens livres qui ont rapport aux différentes branches de l'histoire de la pourpre qui est d'une étendue vraiment immense.

« J'ai la grande satisfaction d'avoir recueilli déjà depuis longtemps d'année en année de fort curieuses citations (pourprologiques) d'auteurs trop peu connus. Mes extraits en ce point sont déjà des plus nombreux. C'est ainsi que j'ai noté les citations fort intéressantes de William Cole et Beda venerabilis peu connus. (*Bulletin scientifique* du département du Nord et des pays voisins; 1886. p. 165 et 166).

« En reproduisant la planche qui se trouve page 60 de l'ouvrage très rare de Fabius Columna (1606), j'espère prouver à mes confrères les efforts que je fais pour créer une revue historique de ce qui a été déjà fait au sujet de la pourprologie, maintenant *tombé en oubli.*

« Je me permets donc d'appeler l'attention sur la planche de Fabius Columna où l'on voit la première représentation de :

« 1) *Purpura corniculata*; c'est notre *Murex cornutus* vivant sur les côtes d'Afrique et dans la mer Atlantique;

« 2) *Murex Marmoreus Pelagius;* c'est notre *M. elongatus* Lmk, des Indes occidentales;

« 3) *Purpura* altera *muricata* sive Murex rostratus parvus; c'est notre *M. tribulus* L. que l'on trouve aux bords de l'île de Mauritius.

« Ces coquilles produisant la pourpre étaient extrêmement rares à l'époque de Fabius Columna. Il dit par exemple de la *Purpura corniculata*, *loc. cit.*, p. 63: « Rariorem hanc exoticam pelagiæ testæ speciem Romæ habuimus « *adhuc invisam,* quæ littorales nostrates quadruplo superat, decem pollices « longa. »

« Cf. Friedrich-Heinrich-Wilh. Martini, Neues systemat. Conchylien, Cabinet III. Ld. Nuernberg 1777, p. 371 sq., où il parle dudit passage de Fabius Columna; et Martini dit (p. 372): « Les Hollandais ont risqué déjà « 17, 29, jusqu'à 44 florins par licitation pour pouvoir faire voir dans leurs « collections des véritables pièces de cette espèce. » Cf. Martini, *loc. cit.* pl. CXIV, n° 1057; p. 308, fig. 980 et 981, où il parle de ladite *Purpura sive Murex pelagicus marmoreus* de Fabius Columna ; p. 366 et pl. CXIII, n° 1052-1056, où l'on trouve tout ce qui a rapport à la *P. clavata*, *sive M.*

parvus rostratus de Columna. Cf. les monographies sur les *Purpuridæ* et *Muricidæ* par Lovell-Augustus Reeve : « Conchologia iconica, or illustrations of the shells of molluscous animals. Vol. III, containing, monographs of the genera *Murex, Cypræa, Haliotis, Mangelia, Purpura, Ricinula, Monoceros,* « *Bullia, Buccinum* », London, 1845. »

« George-W. Tryon, conservator of the conchological section of the Academy of natural sciences of Philadelphia, *Manual of Conchology*, vol. II, *Muricidæ Purpuridæ* ; Philadelphia, 1880. *Ibid.* p. 43, note : « See Lacaze-Duthiers (Ann. Sc. nat., pl. XII, p. 5, 1859) exhaustive *Mémoire sur la pourpre* an « *exceldingly interesting* paper, illustrated by *specimens of the color* resulting « from various applications of the *dyes obtained from Murices, Purpuras*, etc. « See also *Smithsonian Report*, 1863 ; *Lovell's Edible Mollusks*, p. 124 ; Gri- « maud de Caux, *Rev. et Mag. Zool.*, p. 34, 1856. »

« Dr Joh. Leunis, Synopsis der Thierkunde. 3, Aufl par Dr Hubert Ludwig, 1 Bd., Hannover, 1883 ; § 737 (*Purpuridæ*), § 959 (*Muricidæ*). Sur les Scalariidæ, cf. *Ibid*, p. 961.

« Dr W. Kobelt, Prodromus faunæ Molluscorum Testaceorum maria europæa inhabitantium. Nuernberg, 1886, p. 1-7 et 11-13.

C'est avec beaucoup de raison que M. Dedekind fait remarquer qu'il importe de recueillir les opinions les plus anciennes sur le sujet auquel il donne tant de suite dans ses recherches.

Mais il importe d'observer que, puisque la pourpre, en tant que couleur propre, ne peut être développée que par l'action des rayons solaires, il est dans l'ordre naturel des choses que, depuis qu'elle est connue, les changements de sa couleur aient dû être remarqués et notés d'abord par les teinturiers, ensuite par les observateurs curieux de se rendre un compte exact de la production d'un produit aussi rare, aussi précieux et devenu le signe de la puissance suprême de la royauté.

Rien d'étonnant donc que les changements de couleur aient été notés dès l'origine. La chose est même forcée.

Néanmoins, les erreurs les plus grossières ont eu longtemps cours dans la science sur les organes producteurs et les animaux fournissant la matière. Cela était en rapport avec le peu de développement des connaissances dans les sciences naturelles.

Plus tard, lorsque les documents seront accumulés, il sera curieux de rapprocher les opinions des différents historiens des idées générales des connaissances humaines ayant cours aux époques où ils écrivaient.

On peut déjà reconnaître qu'on n'a réellement connu où et comment étaient formés et sécrétés les produits qui se transforment en matière colorante que lorsqu'on a été éclairé sur l'anatomie vraie de l'organe purpurigène.

Chez tous les Mollusques, le manteau est doublé, en dedans de sa cavité branchiale, par une couche épithéliale de cellules, homologues en tous points par leurs caractères histologiques et morphologiques, leur situation identique.

L'épithélium ne fait chez aucun défaut, mais ce qu'ont les uns, ce qui manque aux autres, c'est la propriété du contenu des cellules, contenu qui,

pour les uns, est capable de changer de couleur sous l'action des rayons du soleil ; pour les autres, de n'éprouver aucune modification sous cette influence. C'est ce changement de couleur qui est le caractère absolu et exclusif de la matière à pourpre.

Il peut de là arriver, et c'est certainement cela qui a dû jeter le trouble dans la détermination de l'organe purpurigène, il peut arriver, dis-je, qu'une sécrétion soit dans le corps de l'animal déjà colorée par le fait même de sa production. C'est ce qui se voit chez l'*Aplysia fasciata.* Lorsqu'on la prend dans la main, elle verse un liquide d'un beau violet et fort odorant. Les animaux de cette espèce étaient abondants dans le bassin d'Arcachon quand je visitais ses huîtrières; les pêcheurs les appelaient des *pisse-vinaigre*[1] en raison du jet de liquide coloré qu'ils lançaient.

Ce liquide violet est pourpré, mais il n'est pas de la pourpre. C'est un liquide sécrété, naturellement coloré, par les parois du manteau et du corps de l'Aplysie. Mais il n'a pas les qualités spécifiques de la pourpre, qualités caractéristiques s'il en fût, puisque c'est l'animal qui produit la couleur et non la lumière solaire directe ou diffuse.

Aussi est-il difficile d'admettre que, dans la planche de F. Columna, toutes les figures représentent des animaux purpurigènes.

Il n'en était pas moins fort curieux de publier cette planche tirée de l'oubli par M. Dedekind.

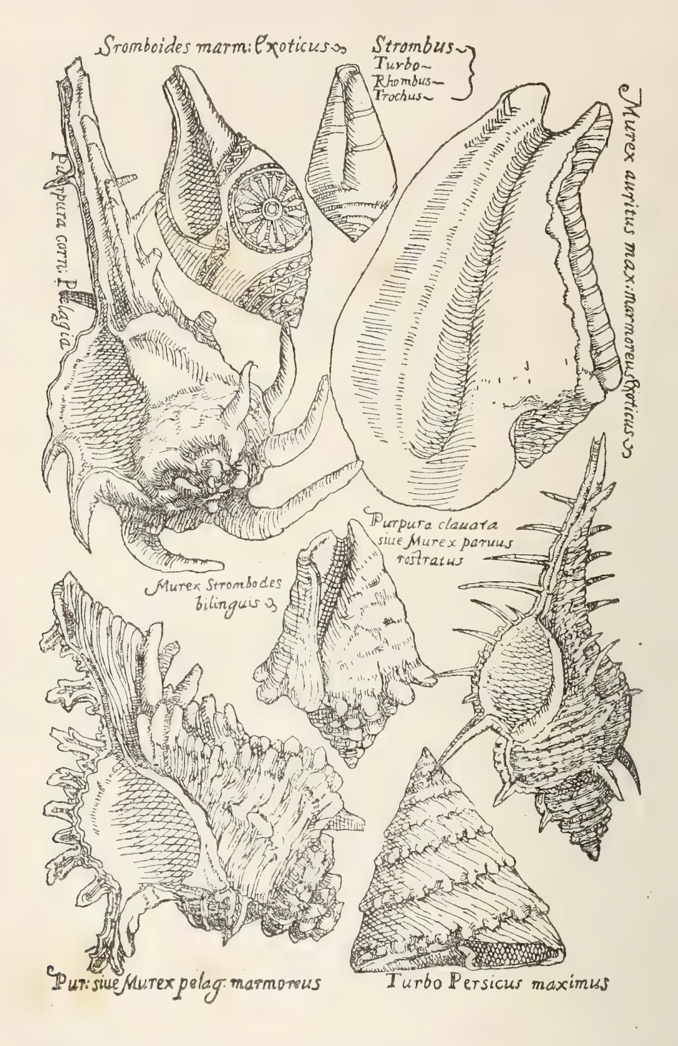
Un point sur lequel il n'est pas inutile d'appeler l'attention se rapporte aux expressions des poètes qui ont bien souvent pris des sensations subjectives pour des sensations objectives. M. Dedekind me rappelle dans l'une de ses lettres le passage de la ballade de Schiller où le plongeur dit : « Il s'étendait sous moi encore comme des profondeurs de montagnes dans des ténèbres pourprées », et il se demande si le poète n'a pas songé à ce que dit Gœthe de la couleur de la mer dans son mémoire sur les couleurs : « La partie illuminée des flots de la mer paraît verte dans sa propre couleur, et la partie ombragée paraît d'une couleur opposée pourprée. »

Il est bien évident qu'il s'agit ici d'une couleur complémentaire et que chacun pourra observer, couleur subjective s'il en fût ; qu'on regarde du rouge et l'on verra du vert en portant les yeux sur le côté de l'objet rouge qu'on aura fixé avec attention pendant un moment, et inversement après avoir fixé un objet vert, on en verra l'image d'un rouge complémentaire.

Il est une expérience que j'ai bien des fois répétée dans les pays chauds, où la lumière est si vive. Au laboratoire Arago, pendant une crise rhumatismale qui m'avait cloué au lit quelques jours, le soleil inondait ma fenêtre, on avait placé des papiers très épais pour en diminuer l'éclat; une fissure existait par où les rayons se glissaient. Après quelque temps d'observation, je fermais les yeux et voyais l'image de la fente d'un vert particulier, mais des plus évidents. Ouvrant les yeux et portant mes regards sur les murs très blancs de la chambre, je voyais alors l'image de la fissure d'un rouge sombre.

[1] On sait que dans le Midi, le vinaigre étant souvent dû à la fermentation acide du vin rouge, on y trouve du vinaigre coloré.

N'est-il pas évident que les deux images étaient subjectives, et ne semble-t-il pas que la couleur pourprée attribuée par Gœthe aux parties ombragées



de la surface de la mer est une image subjective complémentaire due à l'observation des flots verts.

Encore faudrait-il savoir où la mer a été observée par Gœthe, car de l'avis de tous, la Méditerranée, par un beau temps, est d'un bleu magnifique.

EXPLICATION DES PLANCHES XIX ET XX.

On discutait sur la nuance et la couleur de la pourpre des anciens et l'on ne s'entendait guère. Pourpre signifie *rouge* pour les uns, mais quel rouge ? On proposa de passer des paroles aux faits. On apporta des couleurs, pas une teinte ne fut semblable sous les divers pinceaux.

On invoqua la série des teintes et nuances qui accompagnaient mon travail imprimé dans les *Annales des sciences naturelles*, t. XII, 1859.

A ce moment, M. Dedekind m'avait adressé son travail et lui-même, en se basant sur les teintes de mes chromolithographies publiées en 1859, m'avait fait quelques très justes observations sur la valeur de ces teintes, dont plusieurs ne lui paraissaient pas en rapport avec celles qu'il avait trouvées dans les gaines des momies des antiques de Vienne.

Je me fis un plaisir de lui adresser quelques photographies datant de 1858 et 1859. J'ajoutai à mon envoi des dessins faits à Mahon sur des étoffes avec la matière tirée de la *Purpurea hæmastoma* et du *Murex trunculus*.

M. Dedekind fut tellement satisfait d'avoir sous la main des épreuves de la couleur naturelle datant déjà de longues années et n'ayant subi aucune altération, qu'il me demanda de faire photochromolithographier mes dessins.

Il fit remarquer toute l'importance qu'il y avait à vulgariser les teintes exactes que je lui communiquais et qui, il faut bien le dire, n'étaient pas heureusement reproduites dans mon mémoire de 1859.

Les épreuves qui ont été faites à Vienne sont d'une telle vérité, qu'on aurait grand'peine à distinguer les dessins originaux des reproductions, n'étaient les tissus qui portent les uns et le papier sur lequel sont les autres.

Attachant la plus grande importance à deux de mes dessins faits à Mahon en 1858, M. Dedekind m'offrit pour les *Archives* les admirables reproductions que représentent les planches XIX et XX.

Je lui adresse mes remerciements les plus affectueux pour sa généreuse initiative. Il rendra un service signalé aux peintres et aux archéologues qui, désormais, auront un modèle exact de la vraie couleur naturelle de la pourpre telle que la lumière solaire seule la développe.

PLANCHE XIX.

Les dessins ont été faits dans une lumière du jour un peu éteinte, mais suffisant pour laisser deviner les contours légèrement jaunis et permettre de guider le pinceau. Il n'est pas commode de faire un bon dessin dans ces conditions; dessiner avec du blanc sur une étoffe blanche est difficile, on juge mal des effets produits; de là les défectuosités des dessins.

Néanmoins, on peut voir quelle différence la hauteur du ton peut acquérir avec la quantité de matière étendue sur le tissu.

Les contours du dessin sont entourés d'une légère teinte due à la solubilité de la matière et à l'infiltration de la solution dans les mailles du tissu.

La figure du haut de la planche fut faite avec de la matière tirée directement de l'animal et soumise immédiatement à l'insolation.

La figure du bas fut dessinée avec de la matière recueillie la veille et conservée à l'obscurité; elle montre que la matière purpurigène conserve ses propriétés, ses caractères absolus, pourvu qu'elle soit tenue éloignée de la lumière.

Je rappellerai le résultat d'une expérience faite au moment où je publiais le travail de M. Dedekind, en septembre 1896. Un dessin fait à Boulogne-sur-Mer, en 1859, sur de la soie et conservé au stade jaune sous une couverture de papier noir, a été, avec le concours de l'humidité, soumis, en deux points fort restreints de la surface, aux rayons solaires. Après *trente-huit ans,* la matière est devenue violette en face des petites fenêtres ouvertes dans la couverture noire.

Elle peut nous conduire à admettre que les teinturiers de Tyr et des Baléares devaient certainement connaître cette propriété de la matière purpurigène de conserver son caractère spécial et qu'ils devaient certainement recueillir et rassembler la matière en la conservant à l'obscurité pour l'employer lorsqu'ils en avaient recueilli une suffisante quantité.

PLANCHE XX.

Il est très utile et important de faire connaître ce dessin plus qu'il ne l'était.

Le *Murex trunculus* qu'il représente donne souvent de la matière pourpre dans cette condition spéciale que le rouge ne se développe qu'assez lentement après le bleu, que celui-ci est souvent intense, comme le montre le dessin de la planche XX remarquablement reproduit.

On sait qu'une pourpre a été dite *bleue* [1], en voilà un exemple remarquable :

Dans l'une de ses lettres, M. Dedekind me dit : « On m'a envoyé, il y a quelques semaines, le volume II (*Hicrozoicon*) de Samuel Bochart, où l'on trouve de curieuses remarques sur la pourpre. L'ouvrage est de 1663. Bochart y parle beaucoup de deux espèces de la pourpre, l'une cramoisie, l'autre bleue ou violette. *Probatur* (*thecheleth* et *argaman*) *esse marinæ purpuræ duo genera, quorum illud* **cæruleum** *ex conchyliis, hoc proprie* **purpureum** *fuerit, ex purpuræ proprie dictæ sanie factum* (p. 736, Cap. 11). Ces couleurs ne sont devenues claires pour moi et pour la première fois que le jour où j'ai pu observer vos dessins », ajoute M. Dedekind.

Ces deux planches auront incontestablement le grand avantage de montrer dans quelles limites les couleurs de la pourpre peuvent varier.

Ce dessin du *Murex trunculus* a été arrêté au stade où le bleu domine,

[1] Voir mon Mémoire de 1859 dans les *Annales des sciences naturelles.*

mais on y reconnaît comme un léger reflet de rouge conduisant à un violet sombre.

Les épreuves chromophotographiques de ces deux planches sont dues à M. le docteur Eder, l'habile et savant directeur de l'établissement ***K. K. Lehr- und Versuchs-Anstalt für Photographie und reproductionsverfahren***, à Vienne (Autriche).

Le tirage des planches a eu lieu dans le ***K. K. Kunst-Anstalt*** de M. Lœwy, à Vienne (Autriche).

On ne peut que donner des éloges à ces messieurs pour l'exactitude et la perfection des tons et des tirages.

H. DE L.-D.

Le directeur : H. DE LACAZE-DUTHIERS.

Les gérants : SCHLEICHER FRÈRES.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

LA REPRODUCTION ET L'ÉVOLUTION DES GUÊPES SOCIALES

PAR

PAUL MARCHAL

Chef des travaux de la Station entomologique de Paris.

La reproduction des Hyménoptères sociaux, malgré le grand intérêt qu'elle présente au point de vue de la biologie générale, n'a guère été jusqu'à présent l'objet de monographies où l'auteur, excluant tous les autres phénomènes de la vie de l'Insecte, ait eu en vue de fixer d'une façon précise les différents faits relatifs à la reproduction d'un genre ou d'une espèce donnée. Les Polistes ont seuls été, à ce point de vue, l'objet de recherches méthodiques dont les résultats sont consignés dans le beau mémoire de Siebold sur la parthénogenèse du *Polistes gallicus*. Les Bourdons, les Abeilles, les Fourmis, ont aussi fourni le sujet de magistrales études signées des noms de Réaumur, de Huber, de Leuckart, de Hoffer, de Dzierzon, de Pérez, d'Auguste Forel, d'Emery et d'autres encore, qui élucidèrent les unes un chapitre, les autres un autre, de leur histoire évolutive. Mais il n'a encore été entrepris aucun ensemble de recherches qui, repre-

nant d'une façon critique les travaux si riches en documents précieux des anciens auteurs, comblant les lacunes et rectifiant les erreurs, eût pour but de mettre au point tous les faits relatifs à la reproduction d'une espèce pendant l'évolution complète d'une colonie, et d'interpréter ensuite l'ensemble des phénomènes suivant les données et les théories modernes.

La présence du mystérieux dans un ordre de faits est un présage certain de nouvelles découvertes réservées pour l'avenir. Or, c'est précisément chez les Hyménoptères sociaux que les phénomènes de la reproduction présentent les faits les plus inattendus et que leur caractère merveilleux se trouve porté au plus haut degré. Chez eux, la reproduction par les vierges, la parthénogenèse, n'est-elle pas un fait normal, et les observations n'ont-elles pas montré chez certaines espèces que les individus ainsi engendrés sans le concours d'un père étaient invariablement des mâles? De là résulte ce fait si curieux que, chez beaucoup d'Hyménoptères, le sexe se trouve déterminé par la fécondation de l'œuf ou par sa non-fécondation. Mais s'il en est ainsi pour un groupe d'Insectes, pourquoi les autres animaux ne présentent-ils à ce point de vue rien de commun avec les Hyménoptères? Pour quelle cause cet ordre semble-t-il régi par une loi biologique exceptionnelle? Lorsqu'il s'agit d'un phénomène aussi important que la reproduction, la diversité des lois fondamentales est inadmissible, et si, dans les différents groupes, les faits observés ne paraissent pas répondre à une loi commune, il faut en conclure que nous ne connaissons pas tous les facteurs. L'existence ou l'absence de fécondation ne doivent donc certainement pas être les causes efficientes directes, l'une du sexe femelle, l'autre du sexe mâle ; mais elles doivent seulement faire naître les conditions nécessaires, l'une pour la formation des mâles, l'autre pour celle des femelles. Ce sont ces conditions (chaleur, apport nutritif apporté par les spermatozoïdes[1]...?)

[1] La polyspermie existe chez les Insectes. — Voir, à ce sujet, Henking, *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten* (*Zeit. Wiss. Zool.* 54 Bd., 1892).

qui doivent constituer la cause primordiale et qui restent encore à déterminer. Il résulte de là théoriquement que si l'on pouvait créer artificiellement ces conditions, on pourrait sans doute obtenir des résultats inverses de ceux qu'on a dans la nature et avoir des œufs d'Hyménoptères sociaux non fécondés évoluant néanmoins comme femelles et inversement. Peut-être ces expériences pourront-elles être réalisées, notamment chez les Trigones ou chez les Apiaires solitaires, chez lesquels les larves n'ont pas à recevoir de soins spéciaux après leur éclosion.

Ce problème de la différenciation des sexes n'est pas le seul digne d'intérêt dont l'étude de la reproduction des Hyménoptères nous suggère l'idée. La différenciation en femelles fécondes (reines) et en femelles stériles (ouvrières) et l'établissement d'un dimorphisme ou d'un polymorphisme complet dans la colonie ne constituent-ils pas encore un fait des plus curieux, dont on pressent toute l'importance au point de vue de l'évolution de la société, et pour l'étude duquel on ne saurait recueillir trop de documents ? Enfin, le fait le plus surprenant peut-être que nous offre la reproduction de ces Insectes est la faculté que possède la reine Abeille de pouvoir pondre les œufs mâles dans une catégorie de cellules spécialement réservée aux mâles, et les œufs femelles dans une autre catégorie distincte, comme si elle connaissait d'intuition le sexe de l'œuf qui doit être pondu. On sait que ce fait merveilleux a été expliqué très naturellement, de la façon suivante, par la théorie de Dzierzon : « La reine, dit-on, lorsqu'elle se trouve en présence des cellules destinées aux femelles, contracte toujours son réceptacle séminal, dans lequel elle tient emmagasinée la liqueur fécondante, et l'œuf pondu, étant fécondé, devient femelle ; lorsque, au contraire, elle se trouve en présence de cellules destinées aux mâles, elle se dispense de contracter son réceptacle ; l'œuf passe alors sans être fécondé, et, conformément à la règle énoncée plus haut, il devient mâle. » En un mot, la théorie suppose une adaptation psycho-physiologique précise de la reine, suivant les deux cas qui peuvent se présenter à elle. La théorie

de Dzierzon est, en apparence, très satisfaisante pour l'esprit, et elle contient à coup sûr une très grande part de vérité. Néanmoins, ainsi que le fait remarquer avec raison M. le professeur Pérez[1], elle ne rend pas compte de tous les faits. C'est ainsi que l'expérience a montré à M. Drory que si toutes les cellules de mâles ont été enlevées de la ruche, la mère, le moment venu de pondre des œufs de mâles, n'hésite nullement à les déposer dans les cellules d'ouvrières; et, inversement, elle pond des œufs d'ouvrières dans les cellules de mâles, si l'on n'en a pas laissé d'autres à sa disposition. Ce fait indique qu'un autre facteur que la volonté de la reine doit intervenir et que de nouvelles recherches sont encore à faire dans cette direction.

Par les quelques exemples qui précèdent, on voit que l'histoire de la reproduction chez les Hyménoptères sociaux est la clef de l'histoire biologique tout entière de leurs sociétés et de leurs instincts; on voit aussi que nous ne connaissons qu'un certain nombre de phénomènes que nous interprétons forcément d'une façon erronée ou incomplète, faute de connaître d'autres phénomènes auxquels ils doivent se trouver intimement associés. Pour reconstituer cette trame, dont la connaissance complète donnerait l'histoire admirable de l'évolution des sociétés et de leurs instincts, depuis l'Insecte solitaire (Eumène) jusqu'à celui qui est le plus hautement différencié, tel que l'Abeille ou la Fourmi, la seule méthode qui se présente à nous est celle des monographies consacrées à chacune des espèces que nous avons le plus fréquemment l'occasion d'observer. Ces monographies ne devront pas être des études où les faits les plus insignifiants et de portée nulle seront traités avec le même luxe de détails que les phénomènes les plus importants. Elles devront toutes être faites sur un même plan de composition, avec la même préoccupation de débrouiller ou d'expliquer, sans idée préconçue, les phénomènes dont la connaissance est réellement utile, soit pour l'histoire évolutive de l'espèce et de la société, soit pour la connaissance en elle-même d'un

[1] J. Pérez, *les Abeilles*, Paris, 1889.

grand fait biologique. Lorsque l'observation sera insuffisante, on devra faire intervenir l'expérience, qui a toujours été négligée jusqu'ici dans ces travaux et qui seule, dans bien des cas, pourra résoudre les problèmes. On peut espérer alors que l'ensemble de ces études formant un tout complet dont toutes les parties concourront au même but, nous fournira les matériaux nécessaires pour reconstituer l'histoire des espèces sociales, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue psychique.

Dans le présent mémoire, la monographie du genre *Vespa* sera abordée. Loin de moi l'idée d'en donner, même au point de vue où je me suis placé, une histoire complète. On n'analyse pas un ensemble de phénomènes biologiques comme on fait l'étude anatomique d'un animal, en disséquant successivement tous les organes sur autant d'exemplaires qu'on peut en désirer. Il ne suffit pas de voir, il faut encore chercher le comment et le pourquoi, et alors entreprendre des expériences qui peuvent paraître théoriquement possibles, mais pour la réalisation desquelles se dressent souvent des difficultés insurmontables. Ou bien encore ce sont les matériaux d'observation, difficiles à se procurer, qui manquent à l'époque précise où leur possession serait désirable pour combler une lacune.

Je publie donc tels qu'ils sont les résultats obtenus, souhaitant que d'autres, en suivant une méthode analogue, viennent plus tard les compléter, heureux si ce travail pouvait être le point de départ d'une série d'études dont l'ensemble formerait un monument d'une indiscutable portée.

Mes observations ont porté, pendant les trois années 1893, 1894, 1895, sur 31 nids, dont 14 de *Vespa germanica*, 6 de *Vespa vulgaris*, 6 de *Vespa media*, 1 de *Vespa saxonica* (var. *Norvegica*) et 3 de *Vespa crabro*. Les observations détaillées concernant chacun de ces nids se trouvent dans l'appendice adjoint à ce mémoire.

En 1893, mes observations ont été faites à Iteuil, près de Poitiers (Vienne), sur des nids capturés aux environs de ma maison d'habi-

tation. L'année 1893 s'est signalée dans toute la France et une partie de l'Europe (Grande-Bretagne, Suisse, etc.) par l'abondance des Guêpes qui, favorisées par la chaleur et la sécheresse, s'étaient multipliées au point de constituer un véritable fléau. A Iteuil, j'ai pu compter 30 nids appartenant, à l'exception de 2 ou 3, à l'espèce *Vespa germanica*, dans un rayon de 250 mètres autour de ma demeure, et ce chiffre doit être certainement au-dessous de la réalité.

En 1894, année froide et pluvieuse, les Guêpes ont fait presque totalement défaut, et je n'ai pu me procurer qu'un nid, à Beauvais.

En 1895, mes observations ont été faites à Fontenay-aux-Roses (Seine) et ont porté sur un nombre de nids assez considérable, récoltés aux environs de Paris, notamment sur les nids aériens appartenant à l'espèce *Vespa media*[1].

MANIEMENT DES GUÊPES ET CAPTURE DES NIDS.

Pour pouvoir faire face aux différentes observations qu'on peut avoir à faire dans une année, il est indispensable d'avoir une quinzaine de cages de différentes grandeurs. Les cages que j'ai adoptées sont en toile métallique et assez semblables aux cages dont les lépidoptéristes se servent pour l'élevage des chenilles. La paroi supérieure formant couvercle peut s'enlever complètement, de façon à permettre l'introduction d'un nid; sur les côtés se trouvent une ou deux portes pouvant s'enlever à volonté et permettant d'établir une communication entre deux cages juxtaposées. A l'aide de cette dis-

[1] La localité de Saint-Maur a été particulièrement envahie. Aussi, en raison de la prime de 1 franc par nid offerte par la mairie, s'est-il institué en cet endroit un véritable commerce, dans lequel certains spécialistes improvisés ont réalisé de fort beaux bénéfices. J'ai connu un commissionnaire en guêpiers, achetant les nids à bon compte aux misérables chasseurs de Guêpes qui ne pouvaient attendre les longueurs de payement inhérentes aux formalités administratives, et qui les revendait ensuite à la mairie ! Ces nids étaient presque tous des nids de Polistes, qui sont pourtant réputés assez rares aux environs de Paris, et que l'on a récoltés cette année à Saint-Maur par centaines. Inutile de dire que la fraude ne tarda pas à s'insinuer dans le commerce, et qu'avec un nid de Frelons ou de *Vespa germanica*, plus d'une fois on tailla un grand nombre de pseudo-nids de Polistes...

position, il est assez facile de faire passer une partie d'une colonie d'une cage dans l'autre. Supposons par exemple que les Guêpes soient dans la cage A. Pour les faire passer en B, on recouvrira A d'une étoffe noire opaque, tandis que B sera bien exposé à la lumière; en même temps, avec un enfumoir d'apiculteur, on remplira de fumée la cage A, et les Guêpes se précipiteront en B. Toutefois, les Guêpes passées en B ne tarderont pas à revenir en A, surtout si le nid s'y trouve ; pour obvier à cet inconvénient, on établira comme couloir de communication entre les deux cages un tube de verre très large (verre employé pour les becs de gaz); du côté A, le verre ne devra pas dépasser les parois de la cage ; au contraire, en B, il devra pénétrer profondément à son intérieur. Grâce à cette disposition, les Guêpes qui seront passées de A en B par le tube de verre ne pourront plus, à cause de la transparence de ce dernier, retrouver leur chemin de retour.

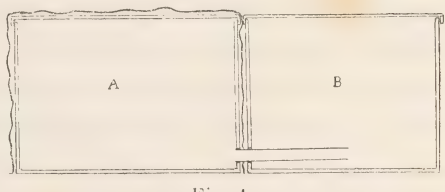


Fig. 1.

La capture des guêpiers aériens ne présentant aucune difficulté, je ne parlerai que de celle des guêpiers souterrains. Sauf dans les cas où l'on n'a besoin que du nid lui-même et de son couvain, il est préférable en général de prendre les guêpiers sans avoir recours à l'emploi des anesthésiques (éther, chloroforme, etc.). Il faut alors se rendre absolument invulnérable, et autant que possible se faire accompagner d'un aide qui sera vêtu d'un costume semblable à celui qu'on aura endossé. Le plus simple est de prendre un masque ou camail d'apiculteur, et d'y faire coudre une blouse munie de manches et faite en toile très serrée. La blouse, une fois passée par-dessus les vêtements, sera rentrée à leur intérieur, par sa partie inférieure, jusqu'à la ceinture. Les jambes, protégées par une double épaisseur d'étoffe, seront fermées en bas par une ficelle attachée autour de la chaussure. Des gants en peau de chamois ou en laine très épaisse, cousus à des manches qui pourront elles-mêmes être fixées au moyen d'une cou-

lisse par-dessus la blouse, complèteront le costume. Malgré ces précautions, on peut être piqué au travers de la blouse, notamment au cou et au menton; aussi est-il bon de protéger encore ces parties par une épaisseur d'étoffe.

Ainsi vêtu, on peut procéder à la capture d'un nid sans aucune autre crainte que celle d'être accablé par une sensation de chaleur étouffante comparable à celle que doit éprouver le scaphandrier. Lorsque le nid, dont la galerie a été bouchée, est mis à nu par la pioche, on se trouve entouré d'un tourbillon de Guêpes qui se ruent sur vos vêtements avec une impétuosité inimaginable. Les gants qu'on porte sont hérissés de Guêpes en furie qui y enfoncent à la fois leur aiguillon et leurs mandibules, et, à chaque piqûre, les mains perçoivent distinctement les vibrations du corps de l'Insecte. Lorsque le nid a été dégagé, on le place dans une cage qu'on referme aussitôt, et l'on se trouve en possession du guêpier et d'une grande partie de sa colonie; si toutefois on tient à avoir un nombre d'ouvrières encore plus grand, on peut attendre quelque temps avant d'enlever le nid, de façon à laisser le temps à une partie des ouvrières qui sont dehors d'y rentrer; ou bien encore, avant de s'emparer du guêpier, on peut prendre au piège une grande partie de la colonie en la forçant à pénétrer dans une cage dont la porte, munie d'un large tube de verre, aura été ajustée à l'entrée de la galerie d'accès.

Après s'être emparé d'un nid et l'avoir transporté chez soi, la première chose qu'on doit faire est de prélever le nombre de Guêpes dont on aura besoin pour les expériences en les faisant passer, par le procédé indiqué, dans une grande cage contenant du miel en quantité suffisante. Outre ce lot de Guêpes vivantes, on doit prélever en outre une cinquantaine ou une centaine d'individus pour les mettre dans l'alcool et se rendre compte plus tard de leur fécondité ou des diverses particularités qu'ils peuvent présenter.

Ceci fait, il faut procéder à la recherche de la reine fondatrice et à l'examen des rayons. On doit, à cet effet, se vêtir de nouveau comme pour la capture du nid et emmener la cage qui le contient en pleine

campagne ou tout au moins au fond d'un jardin, dans un endroit éloigné de toute habitation ; sortant alors le nid qui, malgré les efforts qu'on a pu faire pour chasser les Guêpes dans d'autres cages, en contient encore une énorme quantité, on sépare un à un tous les gâteaux superposés qui le composent. On examine successivement chacun d'eux jusqu'à ce qu'on trouve la reine mère, qu'on reconnaît assez facilement à sa taille, à ses allures lentes et rampantes et à l'impossibilité où elle se trouve de voler (voir p. 12). A mesure que les rayons sont examinés, ils sont débarrassés avec les gants des Guêpes qui grouillent à leur surface, et disposés à l'intérieur d'une cage vide dans le même ordre qu'ils occupaient dans le nid. On comprend que pendant cette opération, faite le plus souvent en plein soleil, la fureur des Guêpes est portée à son comble ; les vibrations qu'elles produisent en enfonçant leur dard vous sont transmises de tous côtés, et pour se débarrasser de leur horde harcelante, on est forcé de les dépister à maintes reprises par des courses à travers champs, en emportant au loin la cage qui contient les rayons déblayés. Pour opérer ces manœuvres — qui, on le comprend sans peine, peuvent paraître suspectes à ceux qui ne sont pas initiés — il faut avant tout de l'espace ; aussi ces recherches ne sont-elles praticables qu'en pleine campagne, c'est-à-dire dans les conditions où je me trouvais à Iteuil en 1893. Aux environs de Paris, que j'ai habités pendant les deux autres années, lorsqu'on n'a à sa disposition qu'un jardin restreint, ces recherches sont déjà beaucoup moins aisées ; elles sont néanmoins possibles en choisissant ses heures pour les opérations les plus compromettantes. On peut aussi emporter le nid dans une cage, au loin, dans les bois ; c'est ainsi qu'après avoir rapporté une fois un nid de Beauvais à Fontenay-aux-Roses (Seine), je procédai à la recherche de la reine dans une clairière du bois de Clamart. Mais ce sont là toujours des complications très longues et très fastidieuses, qu'on évite lorsqu'on a l'heureuse fortune d'habiter en pleins champs.

REPRODUCTION DES GUÊPES SOUTERRAINES.

J'ai étudié les deux espèces les plus communes, la *Vespa germanica* Fab. et la *Vespa vulgaris* Lin.

Je prendrai comme type la *Vespa germanica*.

Les reines fécondées à l'automne, qui ont hiverné, commencent à fonder leur colonie à la fin d'avril ou dans le courant de mai. Ces nids, au début de leur formation, ont été bien étudiés par M. Ch. Janet (**1895**[b]). Les premières ouvrières naissent une trentaine de jours après la ponte des premiers œufs ; leur nombre augmente rapidement et elles travaillent avec activité à la construction de nouvelles cellules. En juin, la reine, secondée d'abord dans ses travaux par ses ouvrières, puis progressivement suppléée par elles, peut se consacrer entièrement à la ponte et elle cesse ses courses au dehors du nid, devenant même entièrement incapable de prendre son vol. Au commencement d'août, le nid comprend une succession de six à dix gâteaux superposés, entourés d'une enveloppe commune ; le diamètre du nid est de 20 à 25 centimètres ; le nombre des cellules s'élève environ à 8 000 et toutes renferment un individu, soit à l'état d'œuf, soit à l'état de larve, de nymphe ou d'imago. Dans chaque gâteau, en raison de son accroissement progressif et de la ponte régulière de la reine, les différents stades se trouvent distribués par zones concentriques. Le plus ancien de ces gâteaux, celui dont la reine a jeté les fondements, est le gâteau supérieur ; le plus récent est le plus inférieurement placé.

Dans la seconde quinzaine d'août, les ouvrières construisent, au-dessous des précédents, des gâteaux dont les cellules présentent un diamètre plus grand. Il y a, dès lors, dans le guêpier, deux ordres de cellules : les petites qui forment tous les gâteaux supérieurs, et les grandes qui forment les gâteaux inférieurs (fig. 2). Le nombre de ceux-ci est toujours très inférieur à celui des premiers ; il est le plus souvent de deux et ne dépasse guère trois. Réaumur parle cependant

d'un nid de quinze gâteaux qui contenait cinq gâteaux à grandes cellules. Le diamètre des grands alvéoles est de 6^{mm},5 et celui des petits de 4^{mm},6[1]. Il arrive souvent qu'entre les gâteaux à petites et ceux à grandes cellules il s'en trouve un contenant, dans une de ses parties, de petites et, dans l'autre, de grandes cellules. Le passage entre les deux ordres de cellules qui composent ce *gâteau mixte* s'effectue alors au moyen d'une ou deux rangées de cellules intermédiaires.

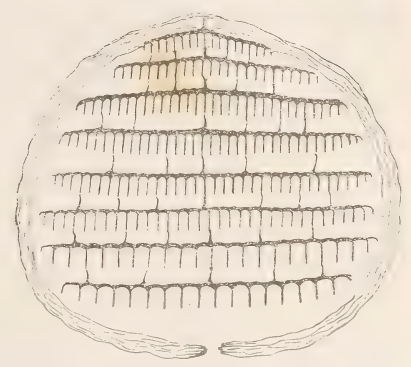


Fig. 2. — Schéma du guêpier souterrain.

D'après Kristof, le nombre des individus habitant un guêpier en pleine prospérité peut être évalué à 80 000 ou 100 000, et je ne pense pas, pour ma part, que ce chiffre soit exagéré.

Les individus adultes qui habitent un guêpier à la fin d'août ou en septembre sont de trois sortes : 1° les ouvrières, femelles le plus souvent stériles ; 2° les reines, qui comprennent la reine mère fondatrice du nid et les jeunes reines récemment écloses qui doivent hiverner après avoir été fécondées par les mâles; 3° les mâles.

1° *Ouvrières.* — Au début de la saison, les premières générations d'ouvrières sont de petite taille ; puis les générations qui se succèdent présentent une taille de plus en plus forte. La longueur de ces ouvrières varie de 13 à 16 millimètres. Quelques-unes, à l'époque qui précède immédiatement l'apparition des reines, dépassent même ces limites et deviennent alors de réels intermédiaires entre les reines et les ouvrières ; ces femelles intermédiaires, généralement peu nombreuses, se trouvent dans la première génération qui occupe les grandes cellules, et aussi dans les cellules intermédiaires qui se trouvent dans un gâteau mixte entre les petites et les grandes cel-

[1] Ces chiffres sont obtenus en mesurant dix cellules alignées et en divisant ensuite par 10.

lules. J'ai vu, une fois, une de ces femelles intermédiaires être poursuivie par un mâle ; mais il n'y eut pas d'accouplement.

Les organes de la génération des ouvrières sont conformés comme ceux des reines ; comme chez elles, le nombre des gaines ovigères est de 6 à chaque ovaire. Ces gaines ne contiennent le plus souvent que des ovules rudimentaires, mais peuvent contenir des œufs entièrement développés ; le réceptacle séminal est toujours vide.

2° *Reines.* — Les jeunes reines ont une taille qui varie dans des limites très restreintes (20 millimètres en moyenne) ; elles ont des allures vives ; leurs ailes se dressent et vibrent à la moindre alerte et elles prennent aisément leur vol. La reine mère se reconnaît des jeunes reines à divers caractères : ses allures sont lentes, rampantes ; elle est lourde et incapable de voler ; ses ailes, repliées, sont déchiquetées sur les bords et à l'extrémité ; ses couleurs sont pâles ; sa vestiture, pelée ; en outre, elle porte des taches brunes spéciales sur l'abdomen, qui sont des taches d'usure. Ces taches, très caractéristiques, se trouvent sur la partie dorsale et médiane du premier et du deuxième anneau abdominal ; elles résultent du frottement des téguments contre les rayons du nid.

3° *Mâles.* — Les mâles, reconnaissables à leurs longues antennes et à leur abdomen allongé, qui a sept anneaux au lieu de six comme chez les ouvrières, ont une taille qui varie dans des limites très étendues, du simple au double en longueur, c'est-à-dire de 1 à 8 en volume ; les plus petits sont élevés dans les petites cellules et les plus grands dans les grandes.

DISTRIBUTION DES SEXES DANS LE NID AUX DIFFÉRENTES ÉPOQUES DE L'ANNÉE.

Le sexe peut être reconnu rapidement à presque tous les stades, sauf pour les toutes jeunes larves à peine plus grosses que l'œuf, qui nécessiteraient un examen microscopique. Les larves mâles (fig. 3) portent sur le dos, au niveau du huitième anneau, une large tache géminée médiane correspondant aux deux testicules accolés l'un à l'autre

et vus par transparence. Cette tache est facilement visible à tous les stades, depuis la taille d'environ 3 millimètres. Elle suffit à faire reconnaître en un instant la larve mâle de la larve femelle (ouvrière ou reine), qui ne présente aucune tache semblable sur le dos. Par la dissection, ou même en tendant d'une façon convenable avec les doigts la peau du dos, on arrive cependant à voir chez ces femelles deux petits corps arrondis occupant la même place que les testicules chez le mâle, et qui sont les rudiments des organes femelles ; mais, à cause de leur exiguïté, ils ne peuvent donner lieu à aucune confusion avec la large tache des testicules qui frappe immédiatement la vue, sans qu'aucune recherche soit nécessaire.

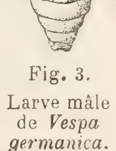


Fig. 3. Larve mâle de *Vespa germanica.*

Les nymphes mâles se reconnaissent avec une facilité non moins grande ; elles ont, en effet, les mêmes caractères différentiels que les adultes : leurs longues antennes, leur forme allongée, les caractérisent immédiatement. En outre, les jeunes nymphes encore blanches laissent voir, bien que d'une façon moins nette que chez la larve, la tache géminée dont nous avons parlé.

Jusqu'au milieu d'août, les cellules qui sont toutes de petite taille ne renferment que des individus femelles (ouvrières).

Vers le 15 août (nids n° 2 et n° 3), on commence à voir apparaître les mâles ; les individus mâles, représentés par les stades avancés, sont encore très rares ; au contraire, la proportion des jeunes larves mâles est notablement plus forte. Si nous supposons donc la production des mâles dans le nid représentée par une courbe, nous pouvons dire que cette époque correspond à la période d'ascension. C'est vers le même temps qu'apparaissent les grandes cellules ; l'activité de la colonie est alors portée à son maximum, en raison du nombre énorme d'ouvrières qui la constituent. Aussi le travail accompli dépasse-t-il l'activité de la reine, et l'on voit un grand nombre de grandes cellules nouvellement construites entièrement vides ; ces grandes cellules vides forment une zone périphérique autour

d'une région centrale occupée par des œufs et des jeunes larves.

Quelques jours après (nid n° 5), la proportion des mâles dans les nids devient extrêmement forte. Le nombre des mâles à l'état de larves est pourtant notablement plus grand que celui des mâles à l'état de nymphes, et les adultes sont encore très rares. En d'autres termes, la courbe de production des mâles s'élève très rapidement et nous sommes encore dans sa période d'ascension.

Au commencement de septembre (nid n° 7), la production des mâles semble battre son plein.

Vers le 10 septembre (nid n° 8), la proportion des mâles est plus forte dans les cellules operculées (nymphes) que dans les cellules non operculées (larves), ce qui indique que la production des mâles est en décroissance et qu'on est, au contraire, à l'apogée de leur période d'éclosion.

Jusqu'à cette époque, les grandes cellules peuvent contenir indifféremment des femelles ou des mâles. Les femelles qui s'y trouvent présentent le fait intéressant d'une transition graduée entre le type ouvrière et le type reine, les unes se rattachant franchement au premier type (grosses ouvrières), les autres au second type (petites reines), et d'autres, plus rares, présentant un caractère intermédiaire tel, qu'il n'y a aucune raison pour les rattacher à l'un plutôt qu'à l'autre des deux types. Quant aux mâles des grandes cellules, ils sont presque toujours de très belle taille, mais ne diffèrent en aucune façon de ceux qu'on rencontre dans les petites ; leur nombre demeure, du reste, toujours inférieur à celui des femelles, tandis que, dans le gâteau à petites cellules qui se trouve immédiatement au-dessus, le nombre des mâles à un stade donné peut, au contraire, l'emporter de beaucoup sur celui des individus de l'autre sexe. Pas plus que les petites, les grandes cellules qui sont occupées par les mâles ne sont construites sur un type spécial ; mais, lorsqu'elles sont operculées, elles présentent un opercule surbaissé qui les distingue des cellules à opercules bombés occupés par les reines. Les grandes cellules à opercules surbaissés ne sont pas toutes pourtant occupées

par des mâles; elles peuvent aussi renfermer de grosses ouvrières ou des femelles intermédiaires. L'opercule étant, du reste, entièrement tissé par la larve, il n'y a pas lieu d'en tenir compte dans la comparaison des différentes cellules entre elles.

Vers le milieu de septembre, la *spécialisation des grandes cellules pour les femelles*, qui avait déjà commencé à s'établir d'une façon progressive, s'accentue très nettement, et, de plus, les femelles qui occupent les grands alvéoles sont presque exclusivement des reines. C'est ainsi que, dans le nid n° 8, il n'existe plus que quelques mâles dans le gâteau supérieur à grandes cellules, et encore sont-ils en nombre notablement plus grand à l'état de nymphes qu'à l'état de larves. Il peut aussi se présenter encore un certain nombre de femelles intermédiaires dans ces grandes cellules; mais elles ne tardent pas à disparaître.

Au début d'octobre (nids n° 10 et n° 11), la spécialisation des grandes cellules est devenue complète; toutes les larves qu'on y rencontre sont invariablement femelles et destinées à donner des reines; parmi les cellules operculées, on peut en rencontrer exceptionnellement quelques-unes (nid n° 11) renfermant des nymphes mâles. Le temps nécessaire pour le développement de la larve étant évalué en moyenne à une vingtaine de jours, nous pouvons en conclure que la ponte des œufs femelles dans les grandes cellules tend à devenir exclusive dans les premiers jours de septembre et qu'il ne doit plus y avoir d'œufs mâles qui y soient pondus après le 10 septembre. Au contraire, les mâles continuent à être très nombreux dans les petites cellules, bien que leur production soit en décroissance, et l'on trouve encore, même dans les toutes jeunes larves, de nombreux individus mâles. Jusqu'à la fin de la saison, c'est-à-dire jusqu'aux derniers jours d'octobre, le même état persiste (nids n° 13, et n° 2, état *b*).

De ce qui précède et de l'examen des tableaux relatifs à *Vespa germanica* (nids n° 1 à n° 14), il résulte les conclusions suivantes :

1° Les petites cellules, qui existent seules jusqu'au commence-

ment d'août, ne contiennent, dans cette première période, que des ouvrières ; puis, dans une deuxième période, qui commence dans la première quinzaine d'août et qui se termine avec la fin de la colonie, elles contiennent indifféremment des femelles ou des mâles.

2° Les grandes cellules, qui apparaissent dans la première quinzaine d'août et constituent les gâteaux inférieurs, c'est-à-dire les derniers formés, contiennent d'abord indifféremment des ouvrières de grosse taille, des reines, des femelles intermédiaires ou des mâles, ces derniers étant toutefois en proportion toujours plus faible que dans les petites cellules sus-jacentes ; puis ces grands alvéoles se spécialisent progressivement pour les reines et, dès la fin de la première quinzaine de septembre, ils ne reçoivent plus que des œufs destinés à donner des reines.

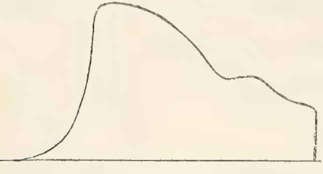


Fig. 4. — Courbe représentant la production annuelle des mâles.

3° Dans aucun cas, il n'est construit de cellules sur un type spécial pour le sexe mâle, contrairement à ce qui a été avancé par Réaumur.

4° La courbe de production des mâles s'élève rapidement d'une façon presque verticale, tout près de son origine ; elle atteint son maximum dans la première quinzaine de septembre, puis décroît doucement jusqu'à la fin de la saison, en pouvant présenter des oscillations (fig. 4).

5° Dans les gâteaux à petites cellules, la proportion des mâles diminue normalement de bas en haut, le gâteau qui vient immédiatement au-dessus des grandes cellules en contenant un nombre très grand, souvent même très supérieur à celui des ouvrières, tandis que les gâteaux situés en haut du nid en contiennent très peu (fig. 5, A). Parfois, cependant, le maximum, au lieu de correspondre à ce premier [1] gâteau à petites cellules, correspond au second, c'est-à-dire à celui qui lui est immédiatement superposé (fig. 5, B).

[1] Les numéros d'ordre des gâteaux sont donnés en les comptant de bas en haut, c'est-à-dire en sens inverse de leur ordre de formation.

Enfin, par une exception très remarquable, dans le cas où, entre les gâteaux à grandes cellules et les gâteaux à petites cellules, il se trouve un gâteau mixte (nids nos 8, 10, 13, 20), les petites cellules de ce gâteau mixte semblent influencées par le voisinage des grandes et ne contiennent qu'une très faible proportion de mâles (fig. 5, C).

6° Dans les gâteaux qui contiennent des mâles, les sexes sont, en général, disposés par îlots ou par traînées. C'est ainsi, par exemple, qu'on trouvera un îlot d'une quinzaine ou d'une trentaine de mâles

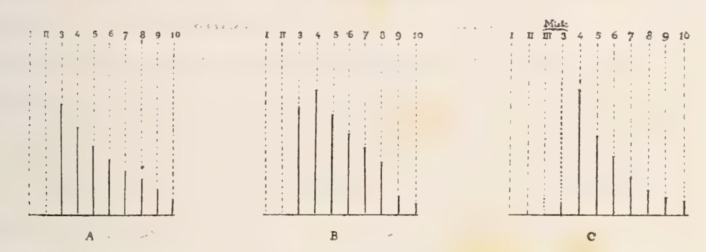


Fig. 5. — Nombre proportionnel des mâles dans les gâteaux du guêpier.
Chiffres romains : gâteaux à grandes cellules. Chiffres arabes : gâteaux à petites cellules. I, gâteau inférieur ; 10, gâteau supérieur.

à côté d'un groupe uniquement formé d'ouvrières, qui, du reste, seront au même stade que les mâles adjacents.

INDIVIDUS PONDEURS.

Dans ce qui précède, nous avons étudié le couvain, abstraction faite des individus reproducteurs. Ce sont maintenant ceux-ci sur lesquels il convient de fixer notre attention. Les individus pondeurs appartiennent, dans le nid, à deux catégories distinctes : il y a, d'une part, la reine mère qui représente à elle seule l'une des deux catégories, et qui prend, de beaucoup, la part la plus grande à la reproduction ; d'autre part, les ouvrières fertiles sans avoir été fécondées.

Nous commencerons par l'étude de ces dernières.

Ouvrières pondeuses. — La notion de l'existence des ouvrières pondeuses dans le nid est encore peu répandue, et dans la plupart des traités classiques comme ceux d'André, on ne les mentionne pas, considérant toutes les ouvrières comme stériles. Siebold (**1871**), depuis

longtemps, a pourtant bien établi leur existence chez les Polistes, et montré qu'elles donnaient invariablement naissance par parthénogenèse à des mâles.

Chez les Bourdons, les Guêpes et les Fourmis, d'après Leuckart (**1858**), on pourrait à peine examiner une douzaine d'ouvrières sans en trouver quelques-unes présentant des ovules ou même des œufs entièrement développés dans leurs ovaires. Aussi, pense-t-il que l'existence d'ouvrières pondeuses, qui constitue l'exception chez les Abeilles, devient la règle dans ces différents genres. Le même auteur ajoute que les ouvrières pondeuses peuvent parfois être très nombreuses dans certaines colonies, car il lui a été donné, à la fin de septembre, d'observer une colonie de *Vespa germanica*, dans laquelle presque la moitié des ouvrières présentaient des œufs et des ovules. Remarquons toutefois que le nombre des ouvrières présentant des œufs entièrement développés doit être seul pris en considération pour apprécier la fécondité d'une colonie d'ouvrières; or Leuckart ne dit pas quelle était leur proportion ; si cette proportion était réellement considérable, il est probable que le nid observé par lui, ainsi que nous le verrons plus loin, se trouvait dans des conditions exceptionnelles et était privé de reine. Pour compléter ces expériences, il fallait prouver que les œufs contenus dans les ovaires de ces ouvrières pouvaient effectivement être pondus et poursuivre leur développement ; il fallait en outre reconnaître le sexe de la progéniture. Au mois d'octobre, Leuckart vit, dans un petit lot de Guêpes qu'il conservait dans une cage de verre, une ouvrière pondre un œuf; cette ouvrière fut disséquée et son réceptacle séminal fut reconnu clair et exempt de spermatozoïdes. Le cinquième jour, l'œuf donna naissance à une larve, mais le froid étant survenu, elle ne tarda pas à mourir sans que son sexe pût être reconnu.

Les expériences de Leuckart concernant le genre *Vespa* peuvent donc être considérées comme démonstratives, bien qu'il n'ait vu se développer qu'un œuf unique, mais elles sont incomplètes; car le sexe des individus engendrés n'a pu être constaté, et, de

plus, la cause de la fécondité des ouvrières n'a pas été abordée.

D'une observation de Stone (**1859**), il résulterait que les ouvrières des Guêpes peuvent produire à la fois des mâles et des ouvrières par parthénogenèse.

Siebold (**1871**) a cité le cas d'un nid de *Vespa silvestris* construit par les ouvrières en remplacement d'un autre, et qui contenait une progéniture exclusivement mâle. Quatre ouvrières sur dix-neuf formant la colonie avaient des œufs dans leurs ovaires. « Bien que, dit cet auteur, je n'aie encore fait aucune expérience sur les Guêpes proprement dites pour résoudre la question de savoir si la parthénogenèse se présente comme une règle de la reproduction chez ces Hyménoptères, je suis pourtant persuadé que les indications données par Leuckart se trouveront corroborées par des expériences faites sur ce groupe (p. 102). »

Pour établir les faits sur une base solide et d'une façon indiscutable, je fis l'expérience suivante :

Le 15 juillet 1893, c'est-à-dire un mois environ avant l'apparition des mâles, je m'empare d'un nid de *Vespa germanica* dont la population se compose de la reine mère et d'une nombreuse colonie d'ouvrières. Le 21, je supprime la reine; je dispose ensuite dans une cage un fragment de rayon après avoir eu soin de détruire dans ses cellules tous les œufs et jeunes larves, de façon à ne laisser uniquement que les grosses prètes à se transformer et j'introduis dans cette cage une centaine de Guêpes de la colonie. En peu de temps, elles ont construit une enveloppe de papier autour du fragment de nid que je leur ai livré, et le 13 août, c'est-à-dire vingt-trois jours après le commencement de l'expérience, lorsque je m'enquiers du résultat, je trouve dans les cellules 37 œufs, 35 jeunes larves et une cinquantaine de larves, grosses ou moyennes. Vingt-sept des plus grosses sont examinées; elles présentent toutes sur le dos la grande tache géminée grisâtre correspondant aux testicules vus par transparence : ce sont des mâles. Je laisse les autres larves en place, et rends le fragment de nid aux ouvrières.

Le 29 août, c'est-à-dire trente-neuf jours après le début de l'expérience, je procède de nouveau à son examen. Je constate, cette fois, que les Guêpes ont détruit un assez grand nombre de leurs larves ; il en reste pourtant assez pour corroborer encore les résultats précédents ; je trouve dans les cellules 13 larves, la plupart d'assez grosse taille et qui sont toutes du sexe mâle ; il y a en outre 4 cellules qui se sont operculées depuis le 13 août, et qui contiennent 3 nymphes mâles et 1 larve mâle prête à se transformer ; enfin, un certain nombre de cellules présentant des œufs, ou de très jeunes larves sortant de l'œuf. Ainsi, l'examen révèle, sur 44 individus produits parthénogénétiquement par les ouvrières, l'existence de 44 mâles. Cette expérience ayant été faite en captivité et un mois avant l'apparition des mâles adultes, exclut toute espèce de cause d'erreur et établit d'une façon indiscutable :

1° L'existence de la ponte des ouvrières ; 2° la faculté que possèdent leurs œufs de se développer complètement sans avoir été fécondés préalablement par un mâle ; 3° la nature exclusivement mâle des individus qu'elles engendrent ainsi par parthénogenèse.

Il convient toutefois d'observer que les conditions dans lesquelles a été réalisée l'expérience précédente sont très différentes de celles de la nature, et ces conditions ont précisément, ainsi que nous le verrons plus loin, une influence propre très caractéristique sur la fécondité des ouvrières.

Nous devons donc nous demander si la présence des ouvrières pondeuses dans les nids est un fait normal, et, dans ce cas, à quelle époque elles sont le plus abondantes. Les mâles ne commençant à apparaître que vers le 15 août, et la durée nécessaire pour le développement étant d'environ trente jours, nous pouvons en conclure qu'au moins jusqu'au 15 juillet toutes les ouvrières sont normalement stériles ; à partir de cette époque, il y a deux moyens de se rendre compte de la fécondité des ouvrières dans un nid. Le premier, et le meilleur, est d'en ouvrir une quantité suffisante (30 à 50 ou davantage) et de noter pour chacune d'entre elles si elle est stérile,

ou si elle contient des œufs prêts à être pondus; cette dissection, bien que très fastidieuse, se fait, avec un peu d'habitude, très rapidement : il suffit de quelques instants pour ouvrir sous l'eau l'abdomen de l'ouvrière et se rendre compte de sa fécondité ou de sa stérilité. La dissection, du reste, n'a pas besoin d'être faite sur les individus frais : on met les Guêpes vivantes dans l'alcool, et on peut les examiner ensuite à loisir et en temps opportun. Cette méthode présente le grand avantage de permettre d'établir avec une certaine approximation la proportion des ouvrières fertiles dans la colonie.

Le second moyen consiste à mettre un lot d'ouvrières dans une cage avec des fragments de rayons scrupuleusement vidés de tous les œufs et de toutes les jeunes larves, et de constater la ponte si elle a lieu; toutefois, pour que le résultat ainsi obtenu ait quelque valeur, il faudra que la ponte soit presque immédiate.

L'emploi de la première méthode pour le nid n° 2 nous montre qu'au milieu d'août il y a normalement des ouvrières pondeuses dans le nid; le nombre des pondeuses est toutefois assez faible, car sur 88 ouvrières disséquées, je n'en trouve que 6 contenant des œufs mûrs ou presque mûrs, dont le nombre, sauf pour une d'entre elles franchement féconde, ne dépasse guère 2 ou 3. Néanmoins, étant donné le nombre énorme des individus d'une colonie, la quantité des ouvrières pondeuses existant dans ce nid peut être considérée comme importante. Ce fait implique que, au moins dans certains cas, les ouvrières pondeuses prennent une part considérable à la reproduction des mâles; et nous pourrions même nous demander, si nous n'avions que cette seule observation, s'il n'existe pas une division du travail physiologique entre la reine et les ouvrières, la première étant chargée uniquement de la reproduction des femelles, et les secondes de la reproduction des mâles. Cette hypothèse sera discutée lorsque nous nous occuperons de la reproduction de la reine.

La seconde méthode pour le nid n° 3 nous démontre également l'existence normale des ouvrières pondeuses à cette époque. Mais

pour le nid n° 4, pris le 19 août, il n'en est plus de même, et sur 40 ouvrières disséquées, il n'y en a pas une féconde. Le nid n° 6 pris le 26 août, contient par contre une forte proportion de pondeuses, plus d'un septième ; mais pour plusieurs causes[1], nous ne pouvons le regarder comme normal, ni par conséquent le prendre en considération.

D'après les observations qui précèdent, malheureusement trop peu nombreuses, mais dont le nombre pourra être augmenté par d'autres observateurs, nous conclurons : en août, il peut exister normalement des ouvrières fécondes dans le nid, mais, au moins, dans certains cas, leur nombre paraît trop restreint et leur fécondité trop faible pour permettre de supposer qu'elles soient la cause unique de la grande montée des mâles qui a lieu au commencement de septembre.

Dans le cours de septembre, au contraire, les ouvrières pondeuses semblent disparaître complètement et d'une façon définitive dans les nids normaux de *Vespa germanica*. C'est ainsi que les dissections portant sur le nid n° 8 (10 septembre), sur le nid n° 9 (17 septembre), sur le nid n° 11 (4 octobre), sur le nid n° 2 (Guêpes prises dans le nid artificiel le 2 septembre, le 9 et le 19 octobre), ne me révélèrent pas l'existence d'une seule ouvrière pondeuse. Les dissections de 25 ouvrières prises au piège dans un verre rempli de sucre, du 13 au 14 septembre, donnèrent le même résultat. En faisant la somme de toutes ces dissections, nous constatons que sur 216 ouvrières de *Vespa germanica* disséquées en septembre et en octobre, il n'en fut pas trouvé une seule féconde.

Nous savons donc maintenant que les ouvrières pondeuses peuvent exister normalement dans les nids de *Vespa germanica*, mais qu'on ne les rencontre guère que dans le courant d'août, peut-être aussi à la fin de juillet et au commencement de septembre, époques pour lesquelles je n'ai pas de données suffisantes.

[1] La reine de ce nid n'a pu être trouvée. Ce nid était en outre aérien, ce qui est exceptionnel pour *Vespa germanica*.

Il reste maintenant à chercher la cause de leur production. L'élevage des ouvrières tenues en captivité dans une cage, et ainsi isolées de la reine, fournit à ce point de vue des données de première importance. On constate d'abord que si l'on met dans la cage un certain nombre de Guêpes en leur donnant quelques rayons dont les œufs et les jeunes larves ont été soigneusement détruits, mais contenant des cellules operculées, ces Guêpes, au bout d'un temps qui ne dépasse guère une quinzaine de jours, à la condition d'être copieusement nourries avec du miel et de la viande crue, se mettent à pondre abondamment, et cela *même à une époque où il n'existe plus d'ouvrières fertiles dans les nids*, c'est-à-dire dans la seconde moitié de septembre ou en octobre. Puis, à la fin de l'expérience, la dissection révèle une proportion d'ouvrières fécondes considérable dont n'approche pas celle qu'on rencontre dans les nids normaux; de plus, la fécondité de certaines d'entre elles est devenue telle, que les ovaires gonflés d'œufs à tous les stades de développement, et contenant à leur partie inférieure des œufs entièrement mûrs, ressemblent aux ovaires d'une reine.

Ayant, par exemple, conservé en captivité, avec des rayons pourvus seulement de grosses larves et de cellules operculées, des ouvrières provenant d'un nid pris le 17 septembre (nid n° 9), je trouvai, en disséquant, le 18 octobre, les 30 survivantes de l'expérience, une proportion d'*un tiers d'ouvrières fécondes*. Or, sur 50 ouvrières prises au moment de la capture du nid, *toutes étaient stériles*.

Dans une autre expérience, faite dans des conditions analogues vers la même époque (nid n° 7), j'ai eu un sixième d'ouvrières fertiles, alors qu'il m'était impossible d'en rencontrer au dehors, soit parmi celles qu'on prenait au vol, soit dans les nids.

A quelle cause attribuer le développement exagéré de cette fécondité chez les ouvrières maintenues en captivité ? Il est évident qu'il doit s'agir d'un phénomène de nutrition se manifestant sur les adultes, puisque, dans les expériences précédentes, des imagos et des nymphes se trouvaient seules en cause. Il était naturel dès lors de

penser que la nourriture abondante que je leur donnais en captivité était la cause de leur fécondité. Je m'aperçus pourtant que l'influence de la quantité de nourriture donnée n'était qu'accessoire, et même que, suivant toute vraisemblance, les Guêpes devaient, en liberté, se trouver souvent alimentées d'une façon plus riche que les miennes, pour lesquelles le miel formait le fond de la nourriture. Une autre cause plus importante devait intervenir, et j'eus bientôt la preuve que cette cause n'était autre que la *suppression de la reine.*

L'expérience suivante (nid n° 9, p. 75) contribuera à le démontrer. Sur un nid pris le 17 septembre, je prélève deux lots, A et B, d'une soixantaine d'ouvrières environ chacun. Chacun d'eux est mis dans une cage distincte, avec un certain nombre de fragments de rayons, qui ne contiennent que des cellules operculées ou des grosses larves et qui sont superposés de façon à constituer une sorte de nid artificiel. Le lot A est accompagné de la reine, tandis que le lot B est uniquement formé d'ouvrières. Le 12 octobre, m'informant du résultat, je constate que toutes les ouvrières du premier lot qui accompagnent la reine et qui sont au nombre d'une vingtaine sont *stériles ;* au contraire, les ouvrières du deuxième lot, isolées de la reine, sont reconnues fécondes dans la proportion de 10 sur 30, soit d'*un tiers.*

Il n'est même pas nécessaire que la reine soit supprimée, il suffit que, pour une cause ou pour une autre, sa ponte soit interrompue pendant un certain temps dans le nid, pour qu'aussitôt les ouvrières pondeuses apparaissent en très grand nombre. L'observation du nid n° 19, qui, il est vrai, porte sur *Vespa vulgaris* — mais ici peu importe l'espèce — montre ce fait avec une grande netteté. Il s'agit, dans cette observation, d'un nid pris le 17 septembre et qui offre ce fait très remarquable, que tous les gâteaux ne présentent, d'une part, que des nymphes et de très grosses larves toutes prêtes à s'operculer, d'autre part, que des œufs et de toutes jeunes larves atteignant tout au plus 4 ou 5 millimètres ; il n'y a dans tout ce couvain, qui peut compter 10 000 individus, aucun stade intermé-

diaire. Ce fait implique évidemment un arrêt complet de la ponte correspondant à tout l'espace de temps nécessaire pour amener une toute jeune larve de 4 à 5 millimètres jusqu'à la taille qu'elle présente au moment de s'operculer. Toutes les jeunes larves présentes dans le nid étant de plus du sexe mâle, on peut déjà conclure avec beaucoup de vraisemblance que toute la jeune lignée, succédant à l'interruption de ponte, a été produite par des ouvrières pondeuses dont la fécondité s'est développée depuis la cessation de la ponte de la reine. Mais ce qui vient en donner une démonstration complète, c'est la dissection. *Plus de la moitié* des ouvrières du nid sont fécondes, et ce n'est pas un œuf ou deux qu'on trouve dans leurs ovaires; mais leur fécondité atteint un degré incroyable ; les ovaires de la plupart d'entre elles ressemblent à ceux des reines et sont bourrés d'œufs à tous les stades de développement, les plus inférieurement placés étant entièrement mûrs. Le résultat de cette fécondité est une ponte d'une abondance extraordinaire. La place manquant pour les ouvrières, on trouve jusqu'à 10 œufs dans une même cellule; la plupart des alvéoles renferment 3, 4 ou 5 œufs; les œufs sont même pondus en assez grand nombre dans les interlignes qui séparent les opercules (fig. 6).

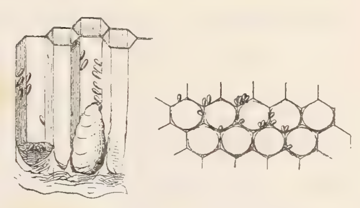


Fig. 6.

Ainsi donc, dans le cas dont nous venons de parler, le seul fait de l'interruption de la ponte de la reine sous l'influence d'une cause inconnue a déterminé, au bout de huit à dix jours, la fécondité des ouvrières, qui auparavant étaient stériles, dans une mesure dépassant tout ce qu'on aurait pu supposer. Cette fécondité, qui s'est développée chez les ouvrières dans un nid naturel, en plein air, sans l'intervention d'aucune expérience, par suite du fait accidentel de l'interruption de la ponte chez la reine, dépasse de beaucoup la fécondité, déjà grande pourtant, que nous avons obtenue d'une façon artificielle dans nos expériences en cages. Si donc, dans la nature,

la fonction de la reine se trouve supprimée ou interrompue, le même résultat se trouve atteint que lorsqu'on sépare les ouvrières de la reine en captivité; dans les deux cas, en effet, les ouvrières deviennent fécondes, mais elles le deviennent à un degré bien plus fort dans le cas de liberté que dans le cas de captivité. C'est un fait, du reste, que nous aurons l'occasion de vérifier pour les guêpiers aériens. On est donc en droit de dire que la fécondité des ouvrières en captivité n'est pas due à cette captivité même, ni au régime auquel elles s'y trouvent soumises, mais bien à l'*absence de la reine.* L'observation rapportée ci-dessus nous autorise encore à préciser davantage, et à dire que c'est la *suppression de la fonction* de la reine qui détermine la production des ouvrières pondeuses.

En d'autres termes, les ouvrières n'ayant plus de jeune couvain à nourrir résorbent les liquides nutritifs qu'elles auraient donnés aux larves, et peut-être même certaines sécrétions adaptées à l'alimentation des jeunes et analogues à celles qui constituent la gelée royale des Abeilles. Sous l'influence de cette résorption, l'équilibre originel qui avait été rompu par la spécialisation des ouvrières pour le travail se rétablit, et les ouvrières font retour au type primitif, en même temps qu'elles se trouvent sevrées des fonctions sociales qui sont leur raison d'être ; en un mot, elles deviennent fécondes, perdant ainsi le caractère négatif, il est vrai, mais, en somme, fondamental de leur différenciation, la stérilité. Sous l'influence de la suppression de la fonction de la reine, toutes les ouvrières pourtant ne peuvent pas indifféremment faire retour au type fécond originel ; ce fait tient, sans doute, en partie à des différences constitutionnelles entre les différents individus; mais il tient aussi pour une très grande part aux différences d'âge qui existent entre les ouvrières composant une colonie. Il faut, pour que les ouvrières deviennent fertiles, qu'elles ne soient pas écloses depuis un temps trop long. L'expérience suivante (nid n° 2) servira à démontrer l'influence de l'âge des ouvrières sur leur aptitude à devenir fécondes :

a. Le 20 août, d'une part, je mets dans une cage des fragments

de rayons provenant d'un nid, pris le 14 août, et ne contenant que des cellules operculées; tous les œufs ou larves de toutes tailles ayant été détruits, ces fragments sont disposés les uns au-dessus des autres, en les séparant avec des morceaux de bois, de façon à constituer une sorte de nid artificiel. En même temps, et dans la même cage sont introduites des ouvrières *toutes fraîchement écloses*, ayant encore leurs poils collés, et les ailes à peine déployées. Cette cage ne contiendra donc que des ouvrières écloses à partir du 20 août.

b. Le 21 août, d'autre part, dans une cage qui contenait des ouvrières non fraîchement écloses du même nid pris le 14 août, je mets un rayon dont les cellules ont été entièrement vidées et dans lequel il n'y a aucune cellule operculée.

Le résultat de l'expérience est le suivant. Le 5 septembre, dans la cage du lot *a*, je constate la présence d'une grande quantité d'œufs, et sur 40 individus de ce même lot, qui sont disséqués le 7 septembre, je trouve 6 individus féconds, soit le septième; l'expérience étant prolongée sur les individus restants, la proportion est portée au tiers le 1er octobre. Au contraire, dans le lot *b*, je ne constate pas la présence d'un seul œuf.

Cette expérience montre bien que si l'on isole de la reine un certain nombre d'ouvrières, celles qui sont récemment écloses sont les seules, au moins en captivité, qui aient des chances pour devenir fécondes, et l'on peut en conclure qu'en tout cas *la tendance à devenir féconde* sous l'influence de l'éloignement de la reine ou de l'interruption de la ponte de cette dernière est *d'autant plus marquée que la Guêpe est plus jeune* [1].

En appliquant ce qui précède à l'étude des nids normaux, on peut conclure que les ouvrières pondeuses doivent exister dans le nid au moment où les ouvrières sont le mieux nourries et où *le rapport entre le nombre des nourrices et celui des larves est le plus élevé*. L'observation nous a montré que cet optimum est atteint au mois d'août.

[1] Voir aussi sur ce sujet : Appendice, p. 74.

Reine. — Après avoir étudié la reproduction des ouvrières, il convient d'aborder celle de la reine. Il est malheureusement impossible de l'étudier d'une façon directe. Car si l'on peut obtenir une ponte exclusive d'ouvrières, il n'est pas possible de séparer la reine des ouvrières, de façon à l'étudier séparément, et d'écarter ainsi toute cause d'erreur pouvant provenir de l'existence simultanée d'une ou de plusieurs ouvrières pondeuses. Les essais que j'ai faits à ce sujet ont tous été infructueux. J'ai d'abord essayé simplement d'isoler la reine; dans ces conditions, malgré les soins qu'on peut apporter pour son alimentation, elle meurt au bout d'un ou deux jours, sans même avoir pondu un seul œuf. Je risquai ensuite, à tout hasard, d'associer une colonie de *Vespa germanica* (nid n° 7) à une reine de *V. vulgaris* et de leur donner, dans une cage, un nid artificiel où tous les œufs et jeunes larves étaient détruits. Si l'expérience avait réussi, j'aurais dû avoir, au bout d'un certain temps, des mâles appartenant à l'espèce *Vespa germanica* en admettant qu'il y ait eu des ouvrières pondeuses, et tout ce qui n'aurait pas appartenu à l'espèce *V. germanica* (mâles, ouvrières ou reines) aurait représenté la ponte exclusive de la reine. Mais, comme on pouvait, du reste, s'y attendre, la reine fut tuée et trouvée morte le lendemain.

Une tentative d'un autre ordre fut faite sans plus de succès sur *Vespa media* (n° 21).

Je dus donc renoncer à étudier la reproduction de la reine prise d'une façon isolée, et me contenter des données fournies par le nid.

Les ouvrières ne pondant que des mâles, la première question qui se pose est de savoir si la reine concourt elle aussi à la production des mâles, et dans ce cas quelle part elle y prend.

Remarquons d'abord que, d'après ce que nous savons des autres Hyménoptères sociaux et en particulier des Polistes, nous avons des raisons pour penser que la reine concourt à la reproduction des mâles, et qu'il n'y a pas une division absolue du travail physiologique au point de vue de la production des sexes entre elle et les

ouvrières. Siebold a observé une série de nids de Polistes dont la reine avait été enlevée par lui-même en juin, ou au commencement de juillet, c'est-à-dire avant toute éclosion d'ouvrières ; or, dans ces nids, des mâles sont éclos, bien avant que les œufs pondus par les ouvrières aient pu se développer. Siebold en conclut avec raison qu'après une première ponte d'œufs d'ouvrières, la reine pond des œufs parmi lesquels se trouvent des mâles. Cet exemple est important à citer, parce que, dans certains résumés qui ont été donnés du travail de Siebold, ses résultats ont été entièrement faussés et on lui a précisément fait dire à tort qu'il existait une division du travail physiologique entre la reine et les ouvrières pour la production des sexes.

Revenons à la *Vespa germanica;* nous allons voir que certains faits viennent aussi démontrer que la reine prend une part très active à la reproduction des mâles. D'abord, il faut noter que, dans les nids, on trouve de nombreuses larves mâles de tout âge jusqu'à la fin de la saison, alors que, au moins d'une façon générale, il est impossible de trouver des ouvrières pondeuses dans les nids dans la seconde moitié de septembre et en octobre. Voici des faits plus précis : dans l'observation n° 2, faite sur un nid artificiel communiquant librement au dehors et construit avec des gâteaux provenant d'un nid pris le 14 août 1895, nous avons constaté, le 27 octobre, que les mâles étaient, dans les petites cellules operculées, en proportion infiniment plus considérable que les femelles ; que parmi les larves se trouvait encore une proportion de mâles importante, et que de plus, parmi ces larves mâles, il s'en trouvait des jeunes : celles-ci du reste étaient entièrement blanches et grasses, fait qui attestait qu'elles avaient été nourries activement et ne pouvaient être regardées comme des individus abandonnés et retardés dans leur développement ; car, lorsqu'il en est ainsi, les larves sont jaunes, amaigries, ridées et revenues sur elles-mêmes. Il est impossible, d'autre part, d'assigner à la ponte des œufs qui ont pu produire la grande majorité des larves, et surtout les jeunes larves, une date plus lointaine que le 2 septembre,

d'autant plus que le mois de septembre en 1895 fut d'une chaleur excessive. Or, le 2 septembre, 30 ouvrières du nid ayant été disséquées furent reconnues stériles; il en fut de même de 16 disséquées le 19 octobre et de 25 disséquées le 19. Nous pouvons en conclure qu'au moins une bonne partie de l'abondante lignée de mâles qui se trouvaient dans le nid le 27 octobre avait été engendrée par la reine.

L'observation n° 11 nous montre encore clairement qu'un nid, pris le 4 octobre, contenait une abondante lignée de jeunes larves ♂; or, dans ce nid, sur 30 ouvrières tuées au moment de la capture, toutes étaient stériles.

Un autre fait qui montre bien que la reine doit prendre une grande part à la production des mâles, c'est que, dans certains nids (n° 4), les ouvrières fertiles manquent totalement ou tout au moins sont extrêmement rares, et cela précisément à l'époque où elles devraient être abondantes, si leur ponte était la cause unique de la grande montée des mâles qui a lieu en septembre.

Enfin, dans les nids qui offrent un nombre important d'ouvrières pondeuses, la disposition du couvain est irrégulière; à côté de grosses larves, on en trouve de plus petite taille et les différents stades se trouvent assez mélangés; en un mot, il y a manque d'unité dans la production du couvain, ce qui se comprend aisément étant données les nombreuses pondeuses qui y ont pris part. Or, dans les nids normaux, nous trouvons, au contraire, une grande régularité dans la disposition du couvain. Les différentes zones concentriques et successives correspondant aux différents stades sont régulières et homogènes. Il est impossible d'admettre que, dans ces zones homogènes, les individus mâles soient produits par un plus ou moins grand nombre d'ouvrières pondant d'une façon indépendante, tandis que les femelles seraient seules le résultat de la ponte de la reine. La disposition par groupes et par traînées qu'affectent les mâles dans ces zones vient encore s'opposer à cette manière de voir. Car les ouvrières fertiles, qui le plus souvent n'ont

que quelques œufs dans leurs ovaires, doivent les distribuer au hasard dans les cellules du guêpier.

D'après ce qui précède, la reine concourt largement à la production des mâles. D'autre part, les grandes cellules étant à la fin de la saison spécialisées pour les reines, il en résulte ce fait remarquable que la reine possède, au moins à partir de la fin de la première quinzaine de septembre, le pouvoir de déterminer à coup sûr le sexe femelle des œufs qu'elle pond dans les grandes cellules, et qu'au contraire, dans les petites cellules, elle pond indifféremment des œufs femelles ou des mâles.

Pour rendre compte de ce fait, on ne peut admettre actuellement que le principe de la théorie de Dzierzon. Supposons, par exemple, que l'on attribue la production des mâles à une influence saisonnière. N'est-il pas évident que, dans ce cas, les œufs pondus à la même époque dans les grandes cellules deviendraient aussi bien mâles que les autres? Supposons maintenant que le sexe ne soit pas déterminé au moment de la ponte et que, suivant la catégorie de cellules dans laquelle il est pondu, il soit soumis à des soins spéciaux[1] (incubation, etc.), qui déterminent le sexe. Si, à la rigueur, cette supposition est possible, bien que fort invraisemblable, pour les Hyménoptères sociaux, il n'en est plus de même pour les Osmies, par exemple, où le même phénomène existe, et où les œufs ne sont pas l'objet de soins spéciaux, et alors l'explication ne pouvant s'appliquer à tous les cas doit être rejetée.

On est donc fatalement conduit au pouvoir électif de la reine, et alors la détermination du sexe sous l'influence de la fécondation ou de la non-fécondation de l'œuf, par la contraction ou la non-contraction du réceptacle séminal de la reine, est la seule explication qui se présente à l'esprit.

Pour interpréter tous les faits, cette théorie de Dzierzon paraît toutefois devoir être modifiée en faisant intervenir un autre facteur

[1] Les soins donnés à la larve sont ici hors de cause, puisque le sexe est reconnaissable dès les plus jeunes stades larvaires.

que la volonté de la reine. Telle qu'elle est exprimée, elle est insuffisante à rendre compte de tous les faits. Drory a, en effet, montré que la reine Abeille, au moment de la ponte des mâles, si elle n'a pas de cellules de mâles à sa disposition, n'en pond pas moins des mâles qui se trouvent alors dans des cellules d'ouvrières, et inversement, si l'on ne lui donne que des cellules de mâles au moment où elle pond des ouvrières, elle remplira ces cellules de mâles avec des œufs d'ouvrières. Il résulte de là qu'un autre facteur que la volonté de la reine doit être en cause, puisque, le moment venu de pondre des mâles, elle ne peut se dispenser d'en pondre.

D'autre part, dans nos propres observations sur les Guêpes, comment expliquer ce fait que la spécialisation n'existe que pour les grandes cellules et que les petites contiennent indifféremment l'un ou l'autre sexe? Quelle cause détermine la reine Guêpe, lorsqu'elle se trouve sur les grandes cellules, à contracter toujours son réceptacle séminal, et au contraire, lorsqu'elle se trouve sur les petites, à pondre des séries d'œufs en le contractant, et d'autres séries sans le contracter, de façon à former des massifs ou des traînées de femelles, et des massifs ou des traînées de mâles? Là encore, un autre facteur que la volonté de la reine semble devoir intervenir. Nous croyons donc indispensable de modifier la théorie de Dzierzon, et, prenant pour exemple la reine Guêpe, nous admettrons que, après une première ponte exclusive d'ouvrières, durant d'une façon ininterrompue jusqu'à la fin de juillet ou au commencement d'août, le réflexe qui amène la contraction du réceptacle séminal au moment de la ponte de chaque œuf ne se produit plus avec la même régularité, et qu'alors les œufs peuvent être pondus sans être fécondés; de là l'apparition presque subite des mâles tenant à l'état d'inertie relative du réceptacle. C'est alors que les ouvrières édifient les grandes cellules, et donnent ainsi le choix à la reine entre deux ordres d'alvéoles distincts. Les grandes cellules, à la fin de la saison, ont le don de stimuler la reine qui semble dans certains cas s'y porter avec une préférence marquée (obs. n°s 8 et 10); on peut admettre que, sur

ces grandes cellules, elle concentrera toute son énergie et que, dès lors, elle n'y pondra que des œufs fécondés ou femelles ; ou bien encore, qu'elle n'y pondra que lorsque son réceptacle sera en état de se contracter. Au contraire, lorsqu'elle se trouvera sur les petites cellules, elle pondra avec négligence et au hasard, quel que soit l'état de son réceptacle séminal, et alors suivant que celui-ci réagira ou restera inactif, la ponte donnera naissance à des massifs de femelles ou à des massifs de mâles.

La modification ainsi apportée à la théorie a son importance; car elle subordonne la volonté de la reine à un phénomène purement passif; la reine ne pond pas les mâles et les femelles à volonté, mais il arrive un moment où sa ponte se trouve forcément mélangée de mâles, à cause de l'inertie relative de son réceptacle, et son rôle actif consiste uniquement à distribuer ces œufs suivant le sexe, d'une façon plus ou moins précise. On voit donc que la Guêpe marque un stade moins perfectionné que l'Abeille dans l'évolution des phénomènes relatifs à la reproduction. La reine Abeille présente une adaptation psycho-physiologique parfaite, grâce à laquelle elle pond dans chaque ordre de cellules un sexe déterminé. Chez la Guêpe, au contraire, la reine pond au hasard lorsqu'elle se trouve sur les petites cellules, et son rôle actif se borne à exclure le sexe mâle des grandes cellules. Il est très remarquable que, chez la Guêpe, les grandes cellules (cellules de reines) soient adaptées à l'état d'activité du réceptacle, tandis que, chez l'Abeille, les grandes cellules (cellules de mâles) sont adaptées à son état d'inertie[1].

Peut-être de nouvelles observations feront-elles entrer en ligne de

[1] D'après les recherches de Fabre, certains Hyménoptères solitaires, tels que les Osmies, possèdent aussi le pouvoir de distribuer les sexes à volonté dans deux ordres de cellules distincts. Ce pouvoir, même chez eux, serait absolu et existerait pendant toute la période de la reproduction ; s'il en est véritablement ainsi, la détermination du sexe se trouve être chez ces Insectes entièrement sous la dépendance de la pondeuse. L'auteur généralise même, et pense que tous les Hyménoptères dont les sexes présentent des tailles différentes et qui amassent des vivres et choisissent une demeure pour leur descendance doivent pouvoir disposer du sexe des œufs qu'ils pondent. De nouvelles recherches sur cette question auraient une

compte d'autres facteurs non soupçonnés et viendront-elles modifier la théorie qui vient d'être exposée. Sa seule valeur consiste à donner une interprétation acceptable des faits jusqu'ici connus et de ceux que j'ai signalés.

Par l'étude que nous venons de faire de la reproduction des ouvrières et de celle de la reine, nous avons rendu compte d'une partie des faits exposés dans le chapitre relatif à la distribution des sexes dans le guêpier. Il convient maintenant de passer en revue ce qui reste à interpréter, c'est-à-dire les faits suivants :

1° Dans une première période, les grandes cellules peuvent, bien qu'en nombre relativement faible, contenir des mâles ;

2° Forme de la courbe de la production des mâles ;

3° D'une façon générale, la proportion des mâles à un stade donné diminue dans un nid de bas en haut ;

4° Lorsqu'il y a un gâteau mixte, les petites cellules de ce gâteau semblent influencées par le voisinage des grandes cellules et ne contiennent qu'une faible proportion de mâles.

Disons d'abord que pour résoudre entièrement ces questions, de nouvelles recherches faites dans la direction qui est indiquée par ce mémoire sont indispensables. Nous pouvons néanmoins les passer en revue et tenter pour chacune d'elles une interprétation.

1° Pour la première, on peut attribuer la présence des mâles dans

très grande importance. Remarquons toujours qu'il n'y a là rien d'invraisemblable, ni de contraire à la théorie énoncée plus haut. Chez ces Insectes solitaires, dont la ponte est peu considérable et entrecoupée par les périodes de temps nécessaires pour l'approvisionnement et le cloisonnement des cellules, on comprend que l'état du réceptacle séminal puisse rester le même pendant toute la vie de l'animal ; il se trouve seulement, dès le début, dans un état indifférent, et alors, si aucune cause particulière n'intervient, tantôt il se contracte, tantôt il reste inactif, sans qu'il y ait apparence d'aucune cause déterminante, et la succession des œufs produits représente un mélange irrégulier de mâles et de femelles : c'est le cas des Hyménoptères solitaires dont les sexes sont d'égale taille ; au contraire, si, comme cause particulière, intervient une différenciation des cellules (cas des Hyménoptères solitaires à sexes de taille inégale), il suffit d'une simple adaptation psychique de l'animal pour que le réceptacle se contracte pour l'un des deux ordres de cellules et reste inactif pour l'autre.

les grandes cellules aux ouvrières pondeuses qui existent à cette époque, ou bien à une parésie plus grande du réceptacle de la reine résultant de la ponte intensive de femelles qui a lieu en juillet et en août.

2° *Forme de la courbe.* L'ascension brusque de la courbe paraît indiquer qu'après la ponte de juillet et août, le réceptacle séminal s'est trouvé subitement frappé de torpeur; elle est due aussi en partie à l'apparition des ouvrières pondeuses;

3° *D'une façon générale, la proportion des mâles à un stade donné diminue dans un nid de bas en haut.* On peut penser que ce fait est dû à ce que les gâteaux supérieurs sont toujours en retard sur les gâteaux inférieurs. En effet, les gâteaux sont graduellement abandonnés de haut en bas; le supérieur est le plus souvent totalement abandonné et ne contient plus que des larves jaunies, émaciées, et restant indéfiniment au même stade; plus on descend, au contraire, plus les gâteaux sont l'objet des soins actifs des ouvrières. On peut dès lors penser que la diminution des mâles de bas en haut tient simplement à cette circonstance que les gâteaux supérieurs contiennent des larves plus vieilles que les gâteaux inférieurs, bien qu'elles se trouvent au même stade. Je pense pourtant que cette explication est insuffisante.

4° *Lorsqu'il y a un gâteau mixte, les petites cellules de ce gâteau semblent influencées par le voisinage des grandes cellules et ne contiennent qu'une faible proportion de mâles* (fig. 5, C.). Ce fait s'explique très bien par la théorie que nous avons exposée. On comprend en effet que lorsque la reine se trouve sur les grandes cellules, son réceptacle se trouve en état d'activité et que, s'il se trouve par exception des petites cellules dans le même gâteau, lorsqu'elle y arrivera, elle aura son réceptacle dans l'état propre aux grandes cellules et elle y pondra la plupart du temps des œufs fécondés. En d'autres termes, son adaptation physiologique propre aux grandes cellules persiste, bien qu'atténuée, pour les petites cellules qui se trouvent dans le même gâteau.

VESPA VULGARIS.

L'étude de *Vespa vulgaris* nous fournit des données très analogues à celles fournies par *Vespa germanica*. Nous n'avons pas à étudier ici les différences de structure du nid, ce sujet ayant du reste été traité par d'autres auteurs. Pour ce qui regarde la disposition des petites et des grandes cellules, on constate les mêmes faits que chez *Vespa germanica*.

Dès le début de septembre, les grandes cellules sont presque spécialisées pour les femelles ; les mâles ne s'y trouvent qu'assez rarement ; cette spécialisation ne tarde pas ensuite à devenir complète (les exceptions à la règle peuvent être considérées comme très rares). Dans un cas (nid n° 19), nous voyons les grandes cellules contenir de très nombreux mâles ; or, toute cette lignée mâle, ainsi que nous l'avons vu, est anormale et due à la production d'ouvrières pondeuses résultant de l'interruption de la ponte de la reine. Dans les petites cellules, la proportion des mâles à un stade donné diminue normalement de bas en haut (nid n° 19) ; mais s'il y a un gâteau mixte, les petites cellules ne contiennent qu'une faible proportion de mâles.

Les mâles adultes apparaissent tout à coup et en grand nombre vers le 15 septembre. Rouget avait déjà remarqué que chez cette espèce les mâles apparaissent un peu plus tardivement que chez *Vespa germanica*. Le maximum de production est atteint très rapidement, puis, presque aussitôt, la proportion des mâles diminue dans le nid et la courbe descend lentement pour se relever un peu, au moins dans certains cas, à la fin de la reproduction (nids n°s 16, 17, 19, 20).

J'ai constaté la ponte abondante des ouvrières maintenues en captivité (nid n° 15). Si l'on se reporte à l'observation n° 18, les ouvrières fertiles semblent pouvoir exister en grand nombre dans les nids, puisque ce nid contient un quart d'ouvrières fécondes, et elles exis-

teraient alors au mois de septembre, c'est-à-dire à une époque plus tardive que chez *Vespa germanica;* mais ayant eu les Guêpes provenant de ce nid par l'obligeant intermédiaire de M. Ch. Janet, et n'ayant pas vu le nid, je ne puis dire si celui-ci présentait une anomalie analogue à celle du nid n° 19 (absence de la reine ou interruption de la ponte).

L'observation 19, dont nous avons déjà parlé à propos de *Vespa germanica* nous montre clairement l'influence déterminante de la suppression de la fonction de la reine sur la fécondité des ouvrières.

En résumé, les conclusions générales que nous avons données au sujet de *Vespa germanica* sont également applicables pour *Vespa vulgaris;* et les faits que nous avons observés chez la première espèce se trouvent pleinement confirmés par l'étude de la seconde.

REPRODUCTION DES GUÊPES A NIDS AÉRIENS.

Les études que j'ai faites portent surtout sur la *Vespa media*, dont j'ai observé les nids dans le cours de l'année 1895 (n°s 21 à 27). J'ai eu aussi l'occasion d'étudier un nid de *Vespa saxonica* (var. *norvegica*), dont on trouvera l'observation détaillée dans l'appendice (nid n° 28). Je n'ai aucune note sur *Vespa silvestris,* espèce pourtant commune, mais dont le hasard ne m'a fait rencontrer le nid qu'une ou deux fois, dans de mauvaises conditions.

La *Vespa media* de Geer sera prise comme type de cette étude.

Les reines fécondées, qui ont hiverné, fondent leur nid vers le commencement de mai[1]. Il est généralement fixé à une branche d'arbuste, à une faible hauteur. Vers le milieu de juin, M. Ch. Janet a constaté que la colonie du nid se montait seulement à 3 ou 4 ouvrières écloses et à la reine encore active et capable d'effectuer des courses au dehors; le nid lui-même consiste à cette époque

[1] M. Ch. Janet a observé un nid de cette espèce, pris le 16 juin, qui présentait un seul gâteau de soixante-six alvéoles et dans lequel 4 ouvrières étaient déjà écloses; on peut en conclure que vraisemblablement ce nid a dû être fondé dans la première quinzaine de mai.

en un gâteau de 40 à 60 cellules, entouré d'une enveloppe ovoïde à couches multiples et à orifice inférieur. D'après le même auteur, le 30 juin, la colonie des ouvrières écloses se monte à 13, et il n'y a toujours qu'un gâteau dont le nombre des cellules s'est élevé à 74. Vers le milieu de juillet, d'après mes propres observations (nids n°s 21 et 22), la colonie, uniquement composée d'ouvrières, se compose d'une centaine d'individus; la reine est devenue sédentaire et incapable de voler, et le nid comprend 2 ou 3 gâteaux superposés.

Dans les premiers jours d'août (nid n° 23), le nid a atteint son maximum et atteint jusqu'à 22 centimètres de longueur. Les gâteaux sont au nombre de 4, chiffre qui ne paraît guère être dépassé ; le gâteau supérieur, c'est-à-dire le premier construit, offre des alvéoles de taille plus petite que les trois autres. La colonie, à cette époque, est nombreuse et comprend des reines et des mâles en très grand nombre. Elle a donc atteint le terme de son évolution plus d'un mois en avance sur les Guêpes souterraines. Aussi, la reine mère, dont le rôle est accompli, ne tarde-t-elle pas à mourir, et, à partir des premiers jours d'août, on ne la trouve plus dans le nid.

D'après Kristof (**1879**), les nids aériens sont tout à fait déserts à la fin d'août. J'ai constaté toutefois qu'ils peuvent continuer à être habités par des ouvrières devenues, pour une partie d'entre elles, fécondes, jusqu'à la fin d'août ou au commencement de septembre.

Cellules et distribution des sexes. — Le sexe peut être reconnu à tous les stades de la même façon que chez les Guêpes souterraines; cependant, l'examen est un peu plus délicat, les testicules étant moins facilement visibles par transparence. Les alvéoles ont une forme bien plus évasée que chez les Guêpes souterraines, c'est-à-dire que leur diamètre transversal augmente progressivement et d'une façon notable du fond à l'ouverture. Il n'existe qu'un seul gâteau, le supérieur, à cellules légèrement plus petites que les autres. Et encore, les deux ordres de cellules ne sont-ils pas nettement distincts l'un de l'autre. Dans ce gâteau supérieur, les cellules sont franchement plus petites pour la région centrale ; mais en approchant de la péri-

phérie, les cellules augmentent graduellement de taille jusqu'à acquérir à peu près celle des gâteaux suivants. Malgré l'existence de ces cellules du gâteau supérieur, qui, dès leur base, ont un diamètre un peu plus faible que les autres, on peut dire que, dans les guêpiers aériens, l'augmentation de capacité des cellules est obtenue surtout par une augmentation de la cellule en hauteur, c'est-à-dire comme chez les Polistes. En raison de l'évasement de la cellule, cette surélévation a en même temps pour conséquence l'accroissement de son diamètre transversal, ce qui permet d'élever successivement dans le même alvéole des individus de tailles très différentes. La larve aussi, du reste, se charge de suppléer elle-même à l'insuffisance que peut présenter la cellule en tissant un opercule très bombé.

Au milieu de juillet, les deux ou trois gâteaux des nids qui existent à cette époque ne contiennent que des ouvrières; à la fin de juillet et au commencement d'août apparaissent les mâles et les reines.

Les mâles peuvent se trouver indifféremment dans toutes les cellules du guêpier, et, de même que chez les Guêpes souterraines, il n'est dans aucun cas créé un type de cellule spécial pour les mâles.

Le premier gâteau, c'est-à-dire le supérieur (G. 4), seul ne contient jamais de reines; mais il présente successivement une première génération d'ouvrières de petite taille et une deuxième génération présentant à la fois des ouvrières et des mâles. Le deuxième gâteau (G. 3) présente une première génération de grosses ouvrières et une deuxième contenant à la fois des mâles et des reines, ces reines toutefois étant d'une taille légèrement inférieure à la moyenne. Les deux autres (G. 2 et G. 1) ne présentent que des reines et des mâles.

Pour les gâteaux à grandes cellules, la proportion des mâles augmente graduellement de bas en haut, de sorte que, dans les gâteaux supérieurs, on a, par exemple, deux tiers de mâles pour un tiers de femelles, et la proportion inverse pour les gâteaux inférieurs.

Ponte des ouvrières et de la reine. — Je n'ai pas de fait m'autorisant à affirmer que les ouvrières pondeuses peuvent exister dans le nid *normal ayant sa reine.* En tout cas, elles ne doivent pas être nom-

breuses, si elles existent, dans ces conditions ; car, sur 30 ouvrières disséquées dans le nid (23) du 3 août, il n'y en avait pas une féconde.

Par contre, j'ai recueilli plusieurs observations qui prouvent manifestement que l'absence de la reine détermine la fécondité des ouvrières. Ces observations sont d'un autre ordre que celles que nous avons faites pour les Guêpes souterraines. Elles consistent dans l'examen des *nids de remplacement*, déjà signalés par divers auteurs [1]. J'ai observé deux de ces nids : l'un (n° 21 *bis*) formé en remplacement du nid pris le 17 juillet (n° 21) ; l'autre (n° 24 *bis*) en remplacement d'un nid pris le 11 août (n° 24). Je renvoie, pour l'observation complète, à l'appendice, ne donnant ici que les résultats.

Dans le premier cas, les ouvrières laissées au dehors au moment de la capture du nid en construisirent un nouveau ; dans celui-ci se trouvait un gâteau présentant trois centres de formation, qui paraissaient indiquer que l'initiative de la construction du nid revenait à trois ouvrières.

Il y avait, en tout, 47 cellules ; les 28 larves qui furent examinées furent toutes trouvées mâles. Sur les 29 Guêpes qui formaient la colonie de ce nid de remplacement, 7 furent trouvées fécondes, soit près d'un quart, parmi lesquelles 2 l'étaient à un très haut degré et présentaient en même temps, sur l'abdomen, des petites taches d'usure analogues à celles de la reine.

Il résulte de ce qui précède que les ouvrières privées de reine le

[1] L'observation la plus complète concernant ces nids de remplacement est, je crois, celle de SIEBOLD (**1871**) sur un nid de *Vespa holsatica* (*silvestris*). Ce nid qu'il prit le 25 août de l'année 1866 était de la grosseur de la tête d'un enfant. On lui assura que ce nid était le second qu'une colonie de Guêpes avait construit, et que quelques semaines auparavant il y en avait un autre encore beaucoup plus gros situé à la même place. La colonie était formée de dix-neuf ouvrières, dont quatre furent reconnues fécondes par la dissection ; toutes avaient le réceptacle vide. A l'intérieur du nid se trouvait un gâteau d'un peu plus de cent vingt-cinq cellules contenant soixante-six nymphes mâles, cinquante-deux larves mâles, des œufs et des jeunes larves trop petites pour que le sexe pût en être reconnu. La progéniture était donc exclusivement mâle. ORMEROD (**1859**), STONE (**1860**), KRISTOF (**1879**) ont aussi cité des exemples de nids de remplacement.

17 juillet étaient, le 29 juillet, devenues fécondes dans la proportion d'un quart. Or, à la même époque (3 août), dans un autre nid normal, nous trouvions que, sur 30 ouvrières, toutes étaient stériles.

On peut en conclure que, dans le premier cas, la fécondité des ouvrières était bien déterminée par l'éloignement de la reine et du couvain.

Pour ce qui regarde la reine, il résulte des faits précédents qu'après une première ponte exclusive d'ouvrières elle pond aussi bien des mâles que des femelles et sans élection de cellules pour l'un ou l'autre sexe. On trouve, au mois d'août, les mâles en grand nombre dans tous les gâteaux, leur nombre tendant à augmenter, d'une façon générale, de bas en haut; il est possible qu'il y ait là l'indice d'une ébauche de spécialisation des cellules inférieures pour les reines. D'après l'observation 25, il semble que la reine ne pond, à la fin de sa vie, que des mâles; mais il y a peut-être là un cas exceptionnel.

La reine mère, ayant accompli son rôle au commencement d'août, ne tarde pas à disparaître; je n'ai pu la trouver dans les quatre nids 23, 24, 25, 26, que j'ai pris au commencement d'août; elle a pu m'échapper pour le premier pris le 3 août; mais, pour les autres, l'absence de la ponte ou la présence d'une lignée de mâles exclusive indiquent assez que son absence était bien réelle.

La reine mère étant disparue dans le nid, on comprend que, s'il s'y trouve encore un nombre d'ouvrières suffisant et, surtout, si un certain nombre d'éclosions doivent encore se produire, des ouvrières fécondes ne tarderont pas à apparaître. Ces ouvrières donnent alors naissance à toute une lignée de mâles complémentaire de ceux produits par la reine et prolongent alors la vie du guêpier assez avant dans la saison (nid n° 26).

Pour les études sur *Vespa saxonica* et sur *V. crabro*, forcément incomplètes à cause du petit nombre de nids observés, nous renvoyons aux observations 28, 29, 30 et 31.

NOURRITURE DES LARVES DE REINE.

On sait que, chez les Abeilles, les larves destinées à devenir des reines reçoivent une nourriture qualitativement différente, la *gelée royale,* qui détermine la différenciation. En est-il de même chez les Guêpes? M. Ch. Janet (**1895** b) a remarqué qu'au-dessous des nymphes de reines de *Vespa vulgaris*, extraites de leur cocon avant leur éclosion, on trouvait le même sac noir avec les mêmes débris chitineux que sous les nymphes d'ouvrières ou de mâles, et il en a conclu que les larves de reines de Guêpes ne recevaient pas exclusivement, comme les larves de reines d'Abeilles, de la nourriture élaborée liquide, et que les boulettes nutritives, formées d'Insectes broyés, n'étaient pas exclues de leur alimentation. J'ai examiné, au même point de vue, le contenu de l'estomac de la larve chez *Vespa crabro* et chez *V. vulgaris*, et j'ai trouvé que, même chez les larves les plus jeunes, le contenu présentait absolument le même aspect que celui des larves d'ouvrières ou de mâles. Il est formé d'une masse granuleuse d'un rouge vineux, qui, au microscope, se montre composée de granulations, de cristaux variés, et surtout de débris chitineux d'insectes, parmi lesquels on voit un grand nombre de groupes d'ommatidies provenant des yeux des Insectes qui ont servi à l'alimentation. On ne peut donc pas dire qu'il y ait une nourriture essentiellement différente, même pendant les jeunes stades larvaires, pour déterminer la production des reines. Leur différenciation doit dépendre, avant tout, d'une question de quantité et de fréquence dans l'alimentation. Il est remarquable que chez la Guêpe la différenciation morphologique de la reine est avant tout quantitative, tandis que chez l'Abeille où le régime est qualitativement différent la différenciation de la reine présente également une valeur qualitative.

PONTE.

Pour l'opération de la ponte, voir Ch. Janet (**1895** p. 70) et mes observations (obs. n°s 2, 10).

RÉCEPTACLE SÉMINAL, ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION.

J'ai fait connaître, dans une note antérieure (**1894** [a]), la structure histologique très spéciale du réceptacle séminal. Je me contenterai ici de rappeler l'existence d'un épithélium cylindrique dont les cellules, principalement du côté de leur extrémité libre, sont striées transversalement et peuvent, avec autant de raison, être considérées comme des éléments musculaires que comme des cellules épithéliales. Ces cellules n'offrent rien de commun, du reste, avec les cellules épithéliales se prolongeant à l'intérieur du corps en une fibre musculaire qu'on rencontre dans différentes classes, notamment chez les Cœlentérés et les Crustacés. J'ai donné, à l'épithélium ainsi formé et dont, je crois, on ne connaît pas d'exemple dans le règne animal, le nom d'*épithélium musculaire*. Il existe aussi bien sur la capsule même que sur le canal séminal qui fait communiquer la capsule avec le vagin, et est séparé de la cavité viscérale par une forte cuticule. J'ai retrouvé les mêmes cellules épithélio-musculaires chez l'Abeille et chez différents Hyménoptères solitaires (Eumène, Cerceris, etc.), et je me propose d'y revenir dans un travail spécial consacré au réceptacle séminal. Je rappellerai aussi que mes observations ne confirment pas l'assertion de Cheshire (**1885**), qui décrit un appareil très compliqué pour la différenciation des sexes, et notamment une bifurcation du canal séminal en deux conduits, dont l'un servirait à l'emmagasinement des spermatozoïdes dans le réceptacle au moment de la copulation, et dont l'autre, au contraire, servirait de voie de retour aux spermatozoïdes au moment de la fertilisation de l'œuf. D'après Cheshire, le premier de ces conduits devrait être surtout manifeste et très ouvert au moment de l'accouplement ; aussi serait-il très désirable, d'après cet auteur, de disséquer, à ce point de vue, des reines venant d'être fécondées.

J'ai disséqué plusieurs reines à la fécondation desquelles je venais d'assister, et j'ai toujours trouvé le canal entièrement simple et débouchant dans le vagin par une partie dilatée en entonnoir. Il

n'existe, à aucun moment, de bifurcation du canal séminal, et il est évident, d'après les dessins de Cheshire, qu'il a considéré comme une cloison un plissement accidentel de la membrane chitineuse qui revêt à l'intérieur le canal.

J'ai assisté, dans mes cages d'expérience, un très grand nombre de fois à l'accouplement de Guêpes appartenant aux espèces *Vespa germanica*, *V. vulgaris* et *V. saxonica*. Cet accouplement se passait à terre et durait quelques minutes ; lorsque la femelle jugeait que l'acte était terminé, elle se renversait sur le dos du mâle et le mordait à l'abdomen pour lui faire lâcher prise. Ce fait, déjà signalé par Rouget pour les Frelons, est assez constant.

Pour *Vespa germanica* et *V. vulgaris*, j'ai observé, ainsi que divers auteurs, les accouplements en octobre ; les observations sur *V. crabro* par Rouget ont été faites à la même époque. Au contraire, pour *Vespa saxonica*, les accouplements se font à une époque très précoce. J'en ai observé, dans mes cages, à partir du 25 juin et ils se continuent pendant la fin de juin et le courant du mois de juillet. Les femelles de *Vespa saxonica*, qui sont déjà fécondées, ont coutume, lorsque le mâle approche, de se rouler en boule pour refuser un nouvel accouplement.

Les mâles, ainsi que d'autres auteurs l'ont constaté, peuvent s'accoupler plusieurs fois.

Ayant pris une femelle de *Vespa vulgaris* qui venait de s'accoupler, je la mis dans une autre cage où il n'y avait que des mâles. Quelques instants après, elle s'accoupla de nouveau avec un mâle, sans opposer aucune difficulté. Peut-être, toutefois, ce fait ne se produit-il jamais à l'état de nature. Je tentai, du reste, plusieurs fois la même expérience sur plusieurs *Vespa germanica ;* mais, bien qu'elles fussent assaillies par les mâles, elles refusèrent toujours l'accouplement.

Le 14 octobre 1893, je fis une expérience ayant pour but de voir si le croisement entre les deux espèces voisines, *Vespa germanica* et *V. vulgaris*, était possible.

Je mis dans une grande cage de nombreuses *Vespa germanica* ♀ avec un grand nombre de *V. vulgaris* ♂ ; et, d'autre part, dans une autre cage, de nombreuses *V. vulgaris* ♀ avec un grand nombre de *V. germanica* ♂. Pendant plus d'une heure, les deux cages, exposées dehors au soleil d'une belle journée d'automne, furent observées ; maintes fois, les mâles poursuivirent les femelles et se campèrent sur leur dos, essayant en vain d'effectuer la copulation; mais, après de vaines tentatives, ils s'éloignaient découragés. Une fois, pourtant, entre cent, je vis une *Vespa germanica* ♀ et un mâle que je croyais être une *Vespa vulgaris* accouplés ensemble. Je les enlevai au moment où la femelle commençait à mordre l'abdomen du mâle pour le faire partir, et je reconnus alors que le mâle en question était un mâle de *Vespa germanica*, qui s'était introduit, je ne sais comment, dans la cage. Ce fait unique d'un mâle de *Vespa germanica* s'accouplant, tandis qu'une quantité de mâles de *V. vulgaris* ne pouvaient y arriver, montre bien l'impossibilité complète du croisement. En même temps, du reste, et comme contre-épreuve, j'avais disposé à côté une cage remplie de *Vespa germanica* des deux sexes, où, pendant toute la durée de l'expérience, je vis, à chaque instant, des accouplements s'effectuer. Les femelles mises avec des mâles de l'autre espèce ne se prêtent guère généralement à ces derniers et font usage de leurs pattes postérieures pour se protéger ; au contraire, les mâles paraissent fort ardents, allant successivement de l'une à l'autre et ne se décourageant qu'après un grand nombre d'échecs. Les mâles de *Vespa germanica* poursuivent les femelles de *V. vulgaris* avec plus d'ardeur que ne le font ceux de *V. vulgaris* pour *V. germanica*.

Il résulte de ce qui précède que les deux espèces précédentes, bien qu'assez voisines pour avoir été confondues par divers auteurs, ne se croisent certainement jamais à l'état de nature et ne peuvent même pas le faire dans les conditions artificielles les plus favorables.

Il était intéressant de mettre des mâles en présence d'ouvrières et de les observer en les exposant au soleil, pour voir si l'accouplement

pourrait s'effectuer avec eux d'une façon exceptionnelle. Je fis l'expérience et ne vis même pas un mâle poursuivre une ouvrière. Une fois, pourtant, je vis, sur les carreaux de ma fenêtre, un mâle monter sur une ouvrière de très grosse taille (presque une femelle intermédiaire), puis l'abandonner presque aussitôt.

Si l'on dissèque une femelle immédiatement après l'accouplement, on trouve déjà le réceptacle séminal rempli d'une masse vermicellée de filaments spermatiques ; dans le vagin, on en trouve aussi un assez grand nombre. Une à deux heures après l'accouplement, le réceptacle se trouve entièrement gorgé et il n'y a plus, dans le vagin, qu'un petit nombre de spermatozoïdes. Il résulte de là que l'emmagasinement se fait avec une grande rapidité et est presque immédiat après l'accouplement. Siebold (**1871**), qui avait, pour ainsi dire, deviné la nature musculaire du réceptacle séminal, pensait qu'au moment de l'accouplement ce dernier devait aspirer la semence par la contraction de sa paroi. La structure que j'ai fait connaître et la rapidité avec laquelle la semence s'emmagasine s'accordent entièrement avec cette opinion.

Les cylindres épithélio-musculaires de la capsule ne peuvent, en se contractant, qu'augmenter la capacité du réceptacle et produire probablement, dans des mouvements péristaltiques, une aspiration du liquide séminal.

Quant aux cylindres épithélio-musculaires radiaux du canal séminal, leur fonction ne peut être que d'écarter les parois du conduit séminal, normalement fermé, au moins dans une partie de son parcours, et de permettre ainsi, suivant le sens dans lequel leur contraction se propagera, soit la montée du liquide séminal pour son emmagasinement, soit sa descente pour la fertilisation de l'œuf.

CONCLUSIONS PARTICULIÈRES.

A. Les conclusions les plus importantes concernant la *distribution des sexes* dans le guêpier sont énumérées aux pages 15-17 (1°-6°).

B. Celles qui concernent les ouvrières pondeuses peuvent être exprimées de la façon suivante :

1° Chez *Vespa germanica*, la ponte parthénogénétique est normale chez une faible partie des ouvrières, en août, dans les nids qui ont leur reine ; elle existe toutefois à un degré relativement faible et n'est pas suffisante pour rendre compte de la grande production des mâles ; puis elle diminue et cesse complètement dans les nids normaux en septembre et en octobre (p. 19-22).

2° La ponte parthénogénétique des ouvrières s'exagère d'une façon extraordinaire par le seul fait de la suppression de la reine ou de l'arrêt de sa ponte. On peut alors la provoquer jusqu'à obtenir un tiers d'individus féconds, alors que les ouvrières du même nid, en compagnie de la reine, restent stériles (p. 21-26 et obs. n°s 2, 7 et 9). La fécondité des ouvrières est alors provoquée par l'absence du jeune couvain dans le nid et par la rupture d'équilibre de la nutrition en faveur des adultes qui en résulte. La ponte des ouvrières est donc dans une certaine mesure compensatrice de celle de la reine, lorsque celle-ci est insuffisante ; mais elle donne toujours exclusivement naissance à des mâles.

3° La fécondité des ouvrières est en raison de l'état de nutrition de la colonie et du rapport numérique existant entre la colonie adulte et la colonie larvaire.

4° La production des ouvrières fécondes est indépendante de l'élevage des reines, contrairement à ce qui, d'après Huber, existe chez les Abeilles. Leur fécondité dépend de la nutrition de l'imago et a d'autant plus de chances de se produire que l'ouvrière est éclose depuis moins de temps et est nourrie d'une façon plus intense (p. 26-27 et obs. n° 2).

C. Les conclusions concernant la reproduction de la reine sont les suivantes :

1° La reine participe dans une très large mesure à la production des mâles.

2° Chez les Guêpes à nids souterrains, la reine a le pouvoir, pen-

dant la dernière période de l'année (septembre, octobre), de déterminer le sexe femelle des œufs qu'elle pond dans les grandes cellules et d'en exclure, à la fin de la saison, le sexe mâle. Au contraire, dans les petites cellules, elle pond toujours indifféremment des œufs femelles ou des œufs mâles (p. 27-31).

3° Pour interpréter les faits connus et ceux que j'ai signalés, il m'a paru nécessaire de modifier la théorie de Dzierzon en subordonnant la faculté que possède la reine de commander à son réceptacle séminal à l'état d'activité plus ou moins grande de ce réceptacle (p. 31-34).

4° Dans les guêpiers aériens (p. 37), la reine pond sans aucune élection de cellules spéciales pour l'un ou l'autre sexe ; la proportion des mâles toutefois tend à augmenter de bas en haut.

D. *Nourriture des larves de reines, réceptacle séminal, accouplement et fécondation* (voir p. 42). Parmi les différents faits signalés, je rappelle la découverte d'un épithélium strié qui ne présente aucun analogue connu dans le règne animal, et auquel j'ai donné le nom d'*épithélium musculaire*.

CONCLUSION GÉNÉRALE.

Nous allons maintenant utiliser les faits qui ont été exposés dans ce mémoire, pour tenter de retracer le processus évolutif par lequel est arrivée à se constituer une société d'Hyménoptères telle que celle des Guêpes ou des Abeilles. Considérons d'abord le cycle annuel d'une colonie.

La reine Guêpe, au début, est seule pour nourrir les larves nées de sa première ponte ; le mauvais temps vient souvent interrompre ou ralentir cette alimentation difficile dont le soin incombe à un seul individu déjà chargé de la reproduction ; aussi les ouvrières de la première lignée sont-elles de très petite taille dans toutes les espèces de Guêpes ; elles sont en même temps toujours stériles ; en un mot, ce sont celles qui présentent le plus haut degré de différenciation d'avec la reine. La ponte continuant sans interruption, les

éclosions se succèdent et le nombre des ouvrières composant la colonie augmente de jour en jour ; la colonie adulte, qui au commencement était inférieure en nombre à la colonie larvaire, lui deviendra donc ensuite supérieure. Le résultat de ce fait sera le retour graduel à l'état initial, qui se traduira de deux façons différentes :

1° Par l'augmentation graduelle de volume des ouvrières, aboutissant, à la fin de l'année, à la formation des reines ;

2° Par l'apparition des ouvrières pondeuses.

En effet, en raison de l'équilibre nutritif résultant de l'échange constant des vivres entre les individus d'une même colonie[1], plus le nombre des individus récoltants sera considérable par rapport au nombre des larves, plus d'une part les premiers garderont pour eux une part considérable et mieux d'autre part les secondes seront nourries.

Du premier fait, certainement, et sans doute aussi du second, résulte l'apparition des ouvrières pondeuses.

Du second fait résulte l'augmentation graduelle de taille qui conduit du type ouvrière au type reine.

Cette augmentation graduelle, qui ramène à l'état initial, se voit d'une façon évidente chez les Polistes. Là, aucune différenciation n'intervient ; les cellules sont toutes semblables entre elles ; seulement, à mesure que la saison avance, toutes les larves, *sans qu'il y ait élection sur les unes plutôt que sur les autres,* sont de mieux en mieux nourries et la taille des adultes croît en même temps d'une façon progressive ; les cellules sont alors haussées, et comme elles ont une forme évasée, il en résulte que, d'une façon toute naturelle, elles se trouvent en même temps élargies. Les mêmes cellules qui ont contenu des ouvrières pourront donc contenir des reines, et il y aura tous les intermédiaires entre les deux types.

Dans les guêpiers aériens, auxquels nous annexons les nids de *Vespa crabro*, nous voyons déjà un stade plus avancé correspondant

[1] Voir, à ce sujet, mes observations sur l'*alimentation des individus d'une colonie,* (**1894**).

à un degré de fécondité plus grand de la reine. Au lieu de répartir le surplus de la nourriture sur tous les individus de la colonie, comme chez les Polistes, les Guêpes choisissent les larves placées dans les gâteaux les plus inférieurs, et peut-être sont-elles conduites à ce choix par ce fait que ces gâteaux sont ceux auxquels elles arrivent le plus vite. Toutefois, nous voyons que la plupart des individus existant dans le nid participent encore à cette augmentation apportée dans l'apport des vivres; le gâteau supérieur (*Vespa media*, *V. saxonica*) ou quelques-uns des gâteaux supérieurs (*V. crabro*) sont seuls négligés et continuent à donner des individus d'assez petite taille; tout le reste du nid bénéficie d'une nutrition plus active, qui a pour résultat l'augmentation de taille des ouvrières se produisant dans des limites très étendues. Tantôt, de même que chez les Polistes, le passage de ces grosses ouvrières aux reines se fait d'une façon graduée et insensible (*Vespa saxonica*, *V. crabro*); tantôt, au contraire (*V. media*), il y a un hiatus entre l'ouvrière la plus grosse et la reine la plus petite, et l'on se trouve en présence de deux états d'équilibre distincts : l'état de reine et l'état d'ouvrière [1].

Parallèlement à cette différenciation des deux types, s'établit un commencement de différenciation des cellules. Les cellules ayant encore la forme évasée, le procédé de surélévation des Polistes employé pour augmenter la capacité de la cellule à mesure que la taille du contenu augmente, est encore employé dans les guêpiers aériens. Ce procédé, du reste, n'indique aucune adaptation nouvelle de l'instinct, la Guêpe n'ayant qu'à surélever la cellule déjà construite; mais à ce procédé s'en annexe un autre, encore faiblement indiqué, celui de l'augmentation du diamètre dès le début de la fondation de la cellule, qui semble impliquer une prévision de la part de l'Insecte. Ce nouveau procédé, marquant un perfectionnement, indique une adaptation nouvelle de l'instinct qui se développe parallèlement à

[1] En d'autres termes, il y a un dédoublement complet de la courbe de Galton à l'accomplissement graduel duquel on peut assister en passant en revue les différentes espèces.

l'établissement des deux états d'équilibre morphologiques de plus en plus distincts : ouvrière et reine.

Chez les Guêpes souterraines (*Vespa germanica*, *V. vulgaris*), nous nous trouvons en présence d'une fécondité encore plus grande que dans les cas précédents, et leurs sociétés marquent un stade plus avancé dans l'évolution des phénomènes. Chez elles, à mesure qu'on progresse dans la saison, les ouvrières qui se succèdent présentent une taille encore très sensiblement croissante. Puis, lorsque l'état de nutrition de la colonie atteint son *optimum*, les Guêpes *font un choix parfaitement net*, portant sur les gâteaux inférieurs; elles abandonnent le procédé de surélévation des cellules et, en prévision de la taille plus grande que vont avoir les larves qui se développeront à la partie inférieure du nid, elles construisent de toutes pièces de nouvelles cellules sur un patron différent de celui des anciennes et d'un diamètre plus large. En même temps, les cellules, au lieu d'être fortement évasées comme chez les guêpiers aériens, sont devenues à parois presque parallèles, et, grâce à ce perfectionnement, les gâteaux peuvent conserver une forme plane et présenter une taille presque illimitée, avec un très grand nombre de cellules toutes semblables entre elles. Au contraire, avec la forme évasée primitive, l'extension du nid conduisait forcément à un gâteau plus ou moins sphérique tendant à réaliser la forme des nids phragmocythares sphériques de Saussure (*Vespa saxonica*, fig. 7, A), ou bien à une grande déformation des cellules périphériques, celles-ci devenant de plus en plus inclinées et divergentes (fig. 7, B). L'adoption du parallélisme presque complet des parois des cellules fait disparaître tous ces inconvénients; mais la cellule n'étant plus évasée, son diamètre transversal ne peut être augmenté par surélévation, d'où la nécessité de l'établissement d'un type nouveau de cellules bien distinct et notablement plus grand que le premier. L'augmentation du parallélisme des parois alvéolaires et l'établissement des deux types

A B

Fig. 7.

distincts de cellules peuvent donc être considérés comme deux perfectionnements qui ont dû marcher de pair l'un avec l'autre.

Enfin, les cellules du second type ayant pour but principal l'élevage des reines, il y avait intérêt à ce que les mâles en fussent exclus, la taille qu'ils pouvaient acquérir dans les petites cellules étant suffisante pour que leur rôle fût rempli. Aussi, chez les Guêpes souterraines, voit-on ces cellules se spécialiser pour l'élevage des reines, fait qui indique l'apparition d'une nouvelle adaptation de l'instinct relevant non plus des ouvrières, mais de la reine. Cette adaptation consiste dans le pouvoir que la reine acquiert de distribuer ses œufs dans des cellules déterminées, suivant le sexe qu'elle leur donne. Chez la Guêpe, dont le sexe mâle présente une taille très variable, cette faculté est assez limitée et se borne à exclure les mâles d'un ordre de cellules spécialement consacré à l'élevage des reines. Chez l'Abeille, au contraire, dont les mâles sont d'une taille constante et très différente de celle des ouvrières, la nécessité de cellules spécialement consacrées aux mâles s'impose, et l'adaptation de la reine consiste, non plus seulement à exclure le sexe mâle d'une catégorie de cellules, mais à distribuer chaque sexe dans un ordre d'alvéoles qui lui est propre. En même temps, chez l'Abeille, la différenciation en ouvrières et en reines atteint son maximum, et le processus pour obtenir cette différenciation atteint un haut degré de perfection. Chez les Guêpes, les larves qui doivent devenir des reines sont désignées aux ouvrières à une époque de l'année toujours semblable par la place qu'elles occupent dans le nid et reçoivent, au point de vue qualitatif, une nourriture identique, ou à peu de chose près, à celle que reçoivent les ouvrières. Aussi ne peut-il guère s'agir, pour établir la différenciation, que d'une question de quantité de nourriture. Chez l'Abeille, au contraire, la faculté de réserver pour un certain nombre de larves seulement le surplus alimentaire au lieu de le faire porter sur l'ensemble de la colonie, comme c'est le cas pour les Polistes, atteint son plus haut degré de perfectionnement; les ouvrières, par une nouvelle adaptation psychique, ont le pou-

voir, à une époque *variable*, mais toujours en temps opportun et suivant les besoins de la colonie, de choisir un œuf ou une jeune larve femelle pour en faire une reine ; puis, pour opérer cette différenciation, elles donnent à la larve une nourriture qualitativement différente, la gelée royale [1], et édifient autour d'elle une cellule appartenant à un troisième type distinct : la cellule royale.

Parallèlement au perfectionnement apporté dans le processus pour obtenir la différenciation, celle-ci s'établit en même temps de plus en plus complète.

Chez la Guêpe, la différence entre la reine et l'ouvrière consiste surtout en une différence de taille, si bien que, dans certaines espèces, on ne peut dire où finit l'ouvrière et où commence la reine.

Chez l'Abeille, au contraire, interviennent les différenciations plastiques bien connues, qui sont en rapport avec le haut degré de spécialisation qu'atteignent d'une part la reine, d'autre part les ouvrières. L'une est consacrée exclusivement à la reproduction et est incapable d'aucun autre travail pendant sa vie *entière ;* les autres, au contraire, sont *entièrement* consacrées au travail et sont devenues totalement stériles, sauf dans des conditions anormales particulières qui ne permettent le retour à l'état initial qu'avec une difficulté bien plus grande que chez la Guêpe [2].

Le résultat de l'établissement du régime qualitativement différent s'est donc exprimé par une différenciation morphologique qualitative.

Il nous reste maintenant à examiner comment a pu s'établir la différenciation des individus en ouvrières et en reines sur laquelle reposent les sociétés d'Hyménoptères. Deux théories pour l'expliquer se trouvent actuellement en présence : ce sont celle des lamarckiens, avec Herbert Spencer, et celle des néo-darwiniens, avec Weismann.

[1] Le point de départ de l'instinct qui pousse les ouvrières à donner cette gelée aux larves royales doit être cherché dans un *besoin physiologique* résultant d'une sécrétion dont l'abondance doit être en raison inverse de la ponte de la reine.

[2] Voir, à ce sujet, les articles que j'ai publiés sur *les Ouvrières pondeuses chez les Abeilles* dans le *Bulletin de la Société entomologique de France* du 11 juillet 1894, p. CLXXIV, et dans *l'Apiculteur*, 1894, p. 393.

D'après Spencer, la différenciation qui détermine le dimorphisme et le polymorphisme est due à l'influence directe de l'alimentation.

D'après Weismann, à l'opinion duquel se rallie Aug. Forel, elle est due, au contraire, à la sélection naturelle, qui est arrivée à produire dans le plasma germinatif de l'œuf deux catégories de déterminants distinctes, l'une répondant au type reine, l'autre au type ouvrière, chacune de ces deux catégories pouvant être appelée à évoluer d'une façon indépendante sous l'influence d'une nourriture spéciale ou d'autres causes externes agissant uniquement à titre de *stimulus*.

La théorie de Spencer, ainsi que l'a montré Weismann, se heurte à des difficultés insurmontables; pour expliquer la différenciation de l'ouvrière sous l'influence directe d'une nourriture pauvre, il faudrait que les effets obtenus par les différentes générations puissent être transmis et cumulés par l'hérédité des caractères acquis ; or, les ouvrières sont stériles et ne peuvent par conséquent rien transmettre à l'espèce. Il est vrai que Herbert Spencer répond que l'ouvrière est un type ancestral et que sa caractéristique lui vient de l'état présocial. Mais si la caractéristique des ouvrières leur vient des temps présociaux, comment se fait-il que les reines et les mâles peuvent transmettre invariablement à chaque génération les caractères qu'eux-mêmes ont perdus depuis si longtemps ? — Et Spencer réplique à son tour que pour que ces caractères spéciaux apparaissent, il faut qu'il y ait castration produite sous l'influence d'une nourriture larvaire insuffisante, que cette castration est la cause déterminante de la réversion et que cette castration peut se produire parce que, chez les Hyménoptères sociaux, les organes génitaux femelles se développent très tardivement. Mais Weismann a montré par ses expériences sur les Diptères qu'une nourriture insuffisante ne pouvait pas avoir une influence directe semblable ; elle peut empêcher la maturation des germes, faute de matériaux de réserve, mais elle ne peut enrayer leur développement même chez les Hyménoptères, où les germes, bien que non développés, n'en sont pas moins représentés de très bonne heure et dès les stades embryon-

naires; et, même en faisant intervenir la question de qualité au lieu de la question de quantité pour la nourriture, la variation dans le régime alimentaire ne peut être la cause directe de la disparition complète de certains organes, tels que les gaines ovigères, dont un certain nombre sont entièrement disparues dans de nombreuses espèces, et *qui sont toutes absentes* chez *Tetramorium cespitum* (Adlerz). En outre, si l'on adopte l'opinion de Spencer, dans le cas de polymorphisme, quel sera le type qui répondra à l'état présocial? Comment une variation d'alimentation provoquera-t-elle des différences aussi considérables que celles qui existent entre les ouvrières d'une fourmilière de *Pheidologeton diversus*, où la plus petite mesure $2^{mm},5$ et la plus grosse 15 millimètres? Et comment supposer que les soldats à tête monstrueuse, qui sont incapables par leur constitution même de tout travail autre que celui de se battre, représentent le type présocial dont la race est sortie?

La théorie de Weismann, malgré les complications qu'elle comporte pour expliquer les cas de polymorphisme et les types intermédiaires entre les différentes formes, serait acceptable si la base sur laquelle elle repose était solide ; dès qu'on a admis les prémisses, elle semble même s'imposer dans son entier, et il y a peu de chose à répondre à l'enchaînement d'arguments si serrés que donne l'auteur dans la dernière réponse qu'il adresse à Spencer[1] au sujet de l'application de sa théorie aux faits observés chez les Insectes sociaux. Mais, ainsi que l'ont montré O. Hertwig, Roux et Delage, la théorie pèche par sa base, et les déterminants, les ides, les idantes, ne peuvent exister, ainsi que les cas de dichogénie, de tératogénie expérimentale, de pseudarthroses consécutives aux fractures, de régénérations, en fournissent de nombreuses démonstrations.

Emery a émis une opinion participant à la fois de la théorie de H. Spencer et de celle de Weismann. D'après cet auteur l'atrophie des ovaires des ouvrières est due simplement à un accroissement de

[1] *Neue Gedanken zur Vererbungsfrage*, Iéna, 1895.

la sensibilité avec laquelle le plasma germinatif réagit sous l'influence de l'appauvrissement de la nourriture ; cette sensibilité peut alors être considérée comme ayant été acquise graduellement par la sélection naturelle. Toutefois cette théorie, si elle explique l'atrophie des ovaires des ouvrières, ne rend guère compte de la disparition complète de certaines parties, notamment des gaines ovigères et des ailes des neutres, et n'explique pas les dispositions organiques si spéciales qu'on rencontre, par exemple, chez les soldats. Je pense qu'on doit la considérer comme juste, mais insuffisante.

Aucune des théories précédentes n'étant entièrement satisfaisante, je propose d'interpréter les faits de la façon suivante :

A l'origine de l'état social, l'infertilité de la première lignée pondue par la mère dut graduellement s'établir ; cette infertilité résultait de la nourriture forcément insuffisante que la reine donnait à une progéniture trop nombreuse, et les œufs contenus dans les ovaires des jeunes femelles ne pouvaient arriver à maturation : 1° à cause de l'insuffisance des matériaux de réserve (tissu adipeux) emmagasinés par la larve; 2° parce que, aussitôt leur éclosion, les jeunes femelles devaient se consacrer aux soins réclamés par une nombreuse colonie larvaire, et notamment à la *fonction de nourrice* qui, ainsi que nous l'avons constaté par l'expérience, empêche la maturation des œufs. La mère étant déchargée du soin de nourrir les larves et ayant sur les ouvrières l'avantage d'avoir des ovaires gonflés d'œufs, alors que les autres femelles à leur éclosion ne présentaient que des germes immaturés, continuait sa ponte à l'exclusion des autres femelles, dont les fonctions de nourrice maintenaient la stérilité.

A la fin de l'année, toutefois, en raison de la longueur de la vie de l'imago qui l'emportait sur celle de la vie larvaire, en raison aussi de la diminution de la ponte de la reine ou même de la disparition de cette dernière, la colonie adulte arrivait à l'emporter en nombre d'une façon suffisante sur la colonie larvaire, pour permettre aux dernières lignées d'être copieusement nourries et d'emmaga-

siner les matériaux de réserve indispensables à la maturation des œufs. Ces dernières lignées seules avaient aussi des chances pour hiverner et pour reproduire l'espèce au printemps suivant. Seuls donc, les individus qui les composaient doivent, dès maintenant, être considérés comme représentant la souche de tous les individus ultérieurs, les autres étant naturellement éliminés de l'arbre généalogique.

Ce fait unique que, seuls, les individus élevés à la fin de l'année comptent dans la filiation des différentes générations va suffire pour constituer une modification du plasma germinatif de l'espèce ; car, *sans même faire intervenir encore les dispositions instinctives spéciales* qui seront acquises, plus tard, par la sélection naturelle, les conditions d'élevage et, en particulier, de nourriture, qui régissent le développement de l'animal à la fin de l'année, sont différentes de la moyenne des conditions d'élevage variables auxquelles pouvait être soumise l'évolution de l'Insecte présocial. Sous l'influence de cette modification *constante et agissant toujours dans le même sens des conditions externes*, une constitution physico-chimique nouvelle du plasma germinatif doit forcément prendre naissance et une nouvelle direction de développement est ouverte : c'est celle qui conduit au type reine.

Étant donnée la théorie qui précède, la réalisation du type ouvrière devient également facile à expliquer. Tant qu'il n'y aura pas de variation notable dans la constitution du plasma germinatif, l'ouvrière ne différera de la reine que par des variations morphologiques quantitatives et modérées, résultant essentiellement, ainsi que nous l'avons montré, des phénomènes de nutrition ; c'est le cas des *Polistes* et, d'une façon déjà moins exacte, d'un certain nombre d'espèces de Guêpes où l'on passe, sans hiatus, du type ouvrière au type reine.

Mais, dès qu'une modification sensible du plasma germinatif est intervenue, il n'en est plus de même. L'œuf pondu au printemps par la reine contient, en effet, comme tous ceux qu'elle pond, ce plasma

germinatif modifié par le régime automnal et présente, par conséquent, toutes ses modifications. Or, les conditions dans lesquelles il va être appelé à poursuivre son développement ne sont pas les mêmes que les conditions d'automne, auxquelles son plasma germinatif est *exclusivement* habitué depuis un très grand nombre de générations. Ce plasma germinatif, dont la constitution fixe est adaptée de façon à évoluer d'une façon précise, dans un milieu donné, suivant le type reine, et a été déterminée par les conditions mêmes auxquelles il a été soumis depuis un grand nombre de générations, se trouve donc subitement, dans cet œuf, échapper à ces conditions modificatrices et être soumis à des conditions toutes nouvelles. Que doit-il alors se produire? Si les modifications auxquelles il se trouve soumis sont trop fortes, il devra mourir; si, au contraire, elles sont compatibles avec son évolution, il devra poursuivre son développement tant bien que mal, comme un animal qu'on force à se développer dans des conditions autres que celles où il se développe normalement. Il est évident que le dernier cas est seul à examiner, car le premier suppose la suppression même de l'espèce. Or, il est facile de voir que ce deuxième cas n'est autre qu'un cas de *dichogénie expérimentale*.

Il n'y a donc rien d'étonnant à constater, chez l'ouvrière, la manifestation de caractères nouveaux à côté des caractères ancestraux. Le fait de la disparition complète de certains éléments, tels que les gaines ovigères et les ailes, que Weismann met en avant pour nier, d'une part, l'influence directe des conditions d'alimentation et pour prouver, d'autre part, la nécessité d'admettre des déterminants spéciaux au type reine et des déterminants spéciaux au type ouvrière, n'a plus lieu de nous surprendre. Il devient également tout naturel de considérer certains caractères d'apparence tout à fait tératologique présentés par certaines castes d'Hyménoptères sociaux ou de Termites tels, par exemple, que la tête énorme des soldats, comme dus à un processus analogue.

Lorsqu'on aura étudié de plus près la biologie des différentes

espèces d'Insectes sociaux, il me semble très probable que tous les cas de dimorphisme et de polymorphisme avec individus stériles devront être ramenés à des cas semblables de dichogénie.

La théorie qui précède, sans présenter les difficultés insurmontables de la théorie de Spencer, qui, pourtant, à notre avis, contient une grande part de vérité, nous dispense d'avoir recours aux déterminants, aux ides et aux idantes de Weismann, unités qui, une fois admises, permettent d'interpréter les faits, mais qui, ainsi que l'a montré si clairement M. le professeur Delage dans son livre sur l'*Hérédité*, ne peuvent avoir une existence réelle.

Elle présente encore l'avantage de réduire à son minimum le rôle de la sélection naturelle, qui, comme l'ont bien fait voir les travaux récents de Pfeiffer, de Eimer, de Delage et d'autres auteurs, ne peut rien créer, mais ne peut que conserver les formes avantageuses qui prennent naissance sous l'influence des conditions extérieures et des forces de développement inhérentes à l'organisme.

Dans le cas qui nous occupe, la sélection a dû intervenir pour *régler* les facultés instinctives *nées sous l'influence des besoins physiologiques individuels résultant eux-mêmes des conditions de vie de la colonie*, et pour donner l'avantage aux reines présentant les particularités du plasma germinatif les plus propres à réaliser, entre les formes dichogéniques possibles, celles qui étaient utiles à l'espèce. Ces formes utiles, toutefois, n'ont pu être réalisées par la sélection naturelle ; elles existaient avant son intervention ; elles ne se sont pas exprimées comme étant le résultat d'une adaptation spéciale de l'espèce ; mais, une fois qu'elles sont apparues, l'espèce s'en est servie comme elle a pu pour en tirer le meilleur parti possible dans la lutte pour l'existence. Weismann objectera qu'en admettant la possibilité d'une fixation, dans le plasma germinatif, d'une disposition à réaliser ou à accentuer telle forme dichogénique plutôt que telle autre, nous revenons d'une façon indirecte à sa théorie des déterminants; car toute disposition doit avoir une base physique dans la constitution même du plasma germinatif. Nous reconnaissons que cette base

physique doit exister, et l'œuvre de Weismann a puissamment contribué à en démontrer la nécessité ; mais ce que nous ne croyons pas, avec Roux et Delage, c'est que cette base réside dans l'existence d'unités représentatives.

Dans le cas qui nous occupe, les agents extérieurs et, en particulier, la nourriture sont, d'une façon évidente, la cause du processus phylogénétique. Dans le processus ontogénétique, ces mêmes agents interviennent aussi comme causes directes ; mais leur action est alors rendue plus facile par suite de l'évolution *habituelle* des parties élémentaires du plasma germinatif dans une ou plusieurs directions données, et ils prennent alors, d'une façon plus ou moins complète, le caractère de *stimulus*.

La théorie qui vient d'être proposée diffère de celle de Weismann sur deux points essentiels :

1° Elle n'a pas recours aux unités représentatives et admet un plasma germinatif homogène, c'est-à-dire ne contenant pas des éléments propres aux différentes castes ;

2° Au lieu de laisser le point de départ des variations inexpliqué, elle ramène la différenciation de la reine à une action directe des conditions extérieures et, en particulier, de la nourriture, et la différenciation des ouvrières à un ordre de phénomènes sinon expliqués dans leur essence, du moins connus dans leurs manifestations, la *tératogenèse* et la *dichogénie*.

Pour résumer notre pensée au sujet de la formation des castes chez les Insectes sociaux, nous dirons que, actuellement, la production d'une reine résulte non seulement de l'influence du régime auquel elle est soumise pendant sa période larvaire, mais encore de l'influence du régime auquel le plasma germinatif de l'espèce a été soumis depuis de nombreuses générations. Le stade phylogénétique actuel de l'espèce sociale est représenté par le type sexué. Les formes stériles (ouvrières, soldats, etc.) représentent des cas de *dichogénie* ou de *tératogénie expérimentale* produits par l'Insecte lui-même et maintenus par la sélection naturelle.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1742. De Réaumur, *Mémoire pour servir à l'histoire des Insectes*, 1734 à 1742.

1858. De Saussure (H.), *Études sur la famille des Vespides.* — II. *Monographie des Guêpes sociales ou de la tribu des Vespiens,* Genève, 1852 à 1858.

1858. Leuckart (Rud.), *Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten,* Frankfurt, Meidinger, 1858. — Réimp. *Moleschott untersuchungen z. Naturlehre d. Menschen u. d. Thiere*, 1858.

1859. Ormerod (Dr), *Contributions to the natural History of the British Vespidæ* (*The Zoologist*, 1859, t. XVII, p. 6641).

1860. Stone, *Facts connected with the History of a Wasp's nest* (*Transactions of the Entomological Society of London*, 2e sér., 1860, t. V, *Proceedings,* p. 86).

1870. Van Ankum (Hendrik Jan), *Inlandsche Sociale Wespen Groningen.*

1871. Siebold (C.-Th.-E.), *Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden* (*Zeitschrift fur Wiss. Zool.,* 1871; (I. *Ueber die bei Polistes wahrzunehmende Parthenogenesis ;* II. *Parthenogenesis bei* Vespa holsatica).

1873. Rouget (Aug.), *Sur les Coléoptères parasites des Vespides* (*Mémoires de l'Académie des sciences, des arts et belles-lettres de Dijon,* 3e série, t. I, 1871-1873, p. 161).

1885. Cheshire (F.-R.), *The Apparatus for differentiating the Sexes in Bees and Wasps* (*Journal of the Roy. Micr. Soc.,* février).

1879. Kristof (L.-J.), *Ueber einheimische, gesellig lebende Wespen und ihren Nestbau* (*Mittheil. d. Naturw. Ver. f. Steiermark*, 1878, p. 38, Graz, 1879).

1893. Marchal (Paul), *Étude sur la reproduction des Guêpes* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 30 octobre 1893).

1894. — *La Vie des Guêpes* (*Revue scientifique*, 24 février 1894).

1894a. — *Sur le réceptacle séminal de la Guêpe* (Vespa germanica) [*Annales de la Société entomologique de France*, t. LXIII, p. 44, 28 février 1894].

1894b. — *Sur la distribution des sexes dans les cellules du guêpier* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 3e sér., t. II, 1894, p. III.

1895. Janet (Charles), *Sur* Vespa crabro, *Histoire d'un nid depuis son origine* (*Mémoires de la Société zoologique de France*, séance du 12 décembre 1894, t. VIII, 1895).

1895a. — *Sur* Vespa media, V. silvestris *et* V. saxonica (*Mémoires de la Société académique de l'Oise*, séance du 18 février 1895).

1895b. — *Sur* Vespa germanica *et* V. vulgaris (*Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles*, 2e note, Limoges, 1895).

1895. Marchal (Paul), *Étude sur la reproduction des Guêpes* (deuxième note) [*Comptes rendus de l'Académie des sciences,* 18 novembre 1895].

APPENDICE

Les chiffres pour les sexes, à moins d'indication contraire, n'expriment pas le nombre absolu, mais la proportion des individus des deux sexes dans un gâteau.
L'ordre suivi correspond au cycle annuel, abstraction faite du millésime.

1° *VESPA GERMANICA.*

N° 1. — Nid du 15 juillet 1893. Iteuil (Vienne).

La reine est dans le nid. Il y a 5 gâteaux, tous à petites cellules. La reine meurt, sans avoir pondu, après une journée d'isolement.

Expérience sur les ouvrières pondeuses. — Le 21 juillet, je pris un des gâteaux du nid et je détruisis tous les œufs et jeunes larves qu'il contenait, ne laissant que les grosses larves et les cellules operculées. Ce gâteau fut fixé à l'aide de clous sur une planchette, qui elle-même fut introduite dans une cage; celle-ci fut mise en communication avec une autre qui contenait 100 à 150 ouvrières.

Les ouvrières se remirent vite au travail et achevèrent de fixer le gâteau à la planchette par des piliers de carton, dont elles trouvaient la matière première dans la cage. Le 31, après une absence de quelques jours, je trouvai le gâteau entièrement entouré de papier; on ne voyait plus les cellules. Le 13 août, c'est-à-dire vingt-trois jours après le commencement de l'expérience, je procédai à l'examen du gâteau; le nombre des ouvrières avait alors considérablement diminué et était réduit à 25 ou 30. Avec des ciseaux, je découpai le couvercle de papier fait par les ouvrières et je vis, en l'écartant, qu'un grand nombre de cellules contenaient des œufs ou des larves à différents degrés de développement, et parmi elles s'en trouvaient une certaine quantité de toutes jeunes. En tout, je comptai 37 œufs, 35 jeunes larves, 50 larves grosses ou moyennes et 14 cellules operculées ; 27 des grosses larves furent examinées et furent trouvées mâles.

Vingt-deux jours s'étant écoulés depuis le début de l'expérience, il est certain que les grosses larves que j'avais laissées dans le nid avaient eu le temps de s'operculer et même d'éclore en partie. Toutes les larves existant dans le nid au 13 août pouvaient donc bien être considérées comme engendrées par les ouvrières. Du reste, je prolongeai encore l'expérience : rabattant l'enveloppe de papier sur le gâteau, je le remis dans la cage et le rendis aux ouvrières restantes, qui étaient au nombre d'une trentaine. Le 29 août, c'est-à-dire trente-neuf jours après le début de l'expérience, je procédai de nouveau à son examen. Je constatai cette fois que ces Guêpes, dont le nombre était réduit à 11 individus, avaient détruit un assez grand nombre de leurs larves; il en restait pourtant assez pour corroborer en-

core les résultats précédents; je trouvai dans les cellules 13 larves, la plupart d'assez grosse taille et qui étaient toutes du sexe mâle ; il y avait, en outre, quatre cellules qui s'étaient operculées depuis le 13 août et qui contenaient 3 nymphes mâles et 1 larve mâle prête à se transformer ; enfin, un certain nombre de cellules présentaient des œufs et de très jeunes larves sortant de l'œuf.

Il résulte de ce qui précède que, sur 44 individus produits parthénogenétiquement par les ouvrières, il y avait 44 mâles.

Le 1er septembre, 5 ouvrières qui restaient encore furent disséquées. Sur ces 5, 2 contenaient des ovaires très développés et chargés d'œufs dont un certain nombre prêts à être pondus; deux autres contenaient des œufs assez gros, mais en moins grand nombre.

N° 2. — Nid du 14 août 1895. Croissy (Seine).

La reine est dans le nid.

Le nid comprend 11 gâteaux superposés, dont les deux inférieurs à grandes cellules.

Ces gâteaux, énumérés de bas en haut, sont :

G. 1 (D. = 9c,5). — Grandes cellules. — Œufs au centre; cellules vides au moins sur 3 rangées à la périphérie.

G. 2. (D. = 16c,5). — Grandes cellules. — Œufs et jeunes larves au centre; cellules vides sur 1 ou 2 rangées à la périphérie.

G. 3. (D. = 14c-15c.) Mixte. — Grandes cellules.— Elles forment un petit groupe annexé latéralement et placé d'une façon excentrique. Elles contiennent des œufs.

Petites cellules : en allant de la périphérie au centre, on trouve :

Œufs : 2 rangées ;

Larves augmentant de taille de la périphérie au centre : 6 à 7 rangées ;

Cellules operculées : 9 rangées circulaires.

Quarante-sept larves sont examinées; elles sont reconnues ♀ (ouvrières).

G. 4. (D. = 20c).— Petites cellules.— De la périphérie au centre : œufs, 2 rangées; larves, 6 à 7 rangées; opercules, 18 rangées; région centrale d'un diamètre de 8 rangées avec grosses larves et œufs.

Je trouve dans les grosses larves 1 ♂ pour 100 ♀ (ouvrières) et, dans les larves au-dessous de 1 centimètre, 10 ♂ pour 100 ♀ (ouvrières).

G. 5. — Petites cellules. — Pas de détails.

G. 6. (D. = 21c à 22c.) — Petites cellules. — De la périphérie au centre : œufs, à peine 1 rangée ; larves, 3 à 5 rangs ; opercules, 8 à 9 rangs; centre, formé d'îlots assez irréguliers de grosses larves au milieu de jeunes larves et d'œufs.

G. 7 (D. = 20c).— Petites cellules.— De la périphérie au centre : opercules,

2 à 3 rangées ; œufs et très jeunes larves, 2 à 3 rangées (on rencontre fréquemment 2 œufs dans la même cellule); grosses larves, 5 à 6 rangées ; opercules, 12 rangs ; région centrale ayant un diamètre d'une douzaine de cellules, à disposition irrégulière, et dont les cellules sont vides, avec œufs ou avec grosses larves. Cette irrégularité pouvait, du reste, s'observer déjà dans le gâteau précédent. La ponte, elle aussi, est irrégulière ; il y a fréquemment 2 ou 3 œufs dans la même cellule et, de plus, les individus qui sont côte à côte dans une même rangée circulaire ne sont pas toujours de même âge ; bien qu'il y ait des zones distinctes, il y a souvent mélange de différents stades. En un mot, il ne semble pas y avoir unité de production.

Sexes : grosses larves, 1 ♂ pour 100 ♀ (ouvrières) ; petites larves, 1 ♂ pour 5 ♀ (ouvrières).

G. 8. (D. = 19[c]).— Petites cellules.— De la périphérie au centre : œufs et jeunes larves, 2 à 3 rangées ; grosses larves, 3 rangées ; opercules, 6 à 7 rangées ; région centrale irrégulière comprenant œufs et jeunes larves sur un diamètre de 18 à 20 cellules, avec îlots de grosses larves. La ponte manque aussi d'unité.

Sexes : grosses larves, moins de 1 mâle pour 100 femelles (ouvrières) [sur 100 grosses larves, la 98[e] seule est mâle] ; petites larves, 1 mâle pour 20 femelles (ouvrières).

G. 9 (D. = 16[c]).— Petites cellules.— De la périphérie au centre : quelques œufs et jeunes larves et cellules vides, 2 à 3 rangs ; quelques grosses larves ; opercules, 2 à 3 rangs ; œufs, jeunes larves et cellules vides nombreuses, 6 rangs ; larves moyennes et grosses, cercle très incomplet sur 1 à 2 rangs ; région centrale formée de cellules vides et très basses.

Sexes : 1 mâle pour 42 femelles.

Sur ces deux gâteaux 8 et 9, on saute brusquement des larves minuscules aux rangées de larves grosses ; il y a dû y avoir interruption et reprise de la ponte sur ces gâteaux.

G. 10 (D. = 14[c]). — Petites cellules.— Légèrement concave par sa face cellulaire ; abandonné pour la ponte ; presque toutes les cellules vides et très basses ; quelques rares opercules.

G. 11 (D. = 10[c]).— Petites cellules.— Entièrement vide ; forme une calotte de cellules basses collée contre le précédent à un point tel que les Guêpes ne devaient plus circuler entre les deux.

Nombre des générations :

G. 11 : 2 générations ;

G. 10 : centre, 2 générations ; périphérie, 1 génération ;

G. 9 et suivants : 1 génération.

(Les générations sont comptées par les culots de matière excrémentitielle rejetés par la larve.)

Fécondité des ouvrières.— Quatre-vingt-huit ouvrières de ce nid, tuées le

lendemain de la capture, ayant été disséquées, 6 sont trouvées fécondes, dont une assez fortement ; soit donc environ 1 quinzième d'ouvrières fécondes dans le nid.

Expérience faite en construisant un nid artificiel à l'aide du précédent. — Pour recevoir ce nid, une petite caisse qui a été construite en vue d'expériences faites antérieurement en 1893, est utilisée. Cette caisse (fig. 8) mesure 25 centimètres en tous sens ; l'un des côtés, que nous appellerons postérieur, est fermé par une vitre qui peut se retirer à volonté ; en outre, une porte pleine, mobile autour d'une charnière, vient s'appliquer contre la vitre ; lorsque la porte est fermée, l'intérieur de la caisse est donc obscur ; lorsqu'elle est ouverte, la lumière y pénètre au travers de la vitre. Sur la paroi opposée, ou antérieure, se trouve une petite porte, d'une taille légèrement supérieure à celle de l'entrée d'un guêpier, et qui peut s'ouvrir et se fermer à volonté à l'aide d'une trappe à guillotine. Au devant de cette porte peut se fixer, à l'aide de crochets, une galerie de bois à section carrée et à direction oblique de bas en haut destinée à figurer le couloir d'accès du guêpier.

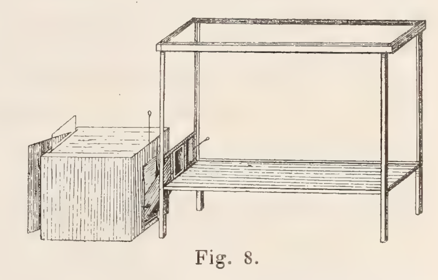


Fig. 8.

Dans cette caisse, sur une étagère formée de montants et de traverses en bois, sont disposés de bas en haut les gâteaux 1, 2, 3, 4, 6 ; le groupe de grandes cellules du gâteau 3 s'étant détaché, est intercalé entre 3 et 4. Les gâteaux ne sont pas placés d'une façon horizontale comme dans le nid, mais sont inclinés de façon à permettre de voir leurs faces cellulaires.

Les choses étant ainsi disposées et la trappe étant fermée, la caisse est adaptée à l'aide de la galerie de bois à une cage qui contient la majeure partie de la colonie du nid. Cette cage a été construite de façon à ce que sa porte, qui peut se fermer également à l'aide d'une trappe à guillotine, s'adapte exactement à la galerie de bois. Les deux trappes étant maintenues fermées, la reine, qui a été capturée le 17 août au soir et mise, en attendant, dans une cage avec quelques débris de rayons et quelques ouvrières, est introduite le 18 au matin par un petit trou latéral de la caisse, qui est aussitôt rebouché. Les deux trappes sont alors ouvertes, tandis que la cage est maintenue dans l'obscurité à l'aide de couvertures et que le volet de bois de la caisse est ouvert de façon à en éclairer l'intérieur. Les Guêpes ne tardent pas à passer de la cage dans la caisse et à s'y installer en abondance. Le 19, les choses sont laissées dans cet état; le 20, le volet de la caisse est fermé et la communication entre la cage et la caisse est encore maintenue pendant toute la journée. Du miel est, du reste,

donné en abondance pendant tout le temps nécessaire pour cette installation. Le 20 au soir, à 10 heures, les trappes sont fermées pour interrompre la communication ; presque toutes les Guêpes se trouvent alors dans le nid artificiel. Le 21, au matin, la caisse, avec sa trappe fermée, est séparée de la cage et mise en place devant un carreau percé dans un pavillon vitré qui se trouve dans le jardin. L'orifice a, du reste, été pratiqué dans le carreau de façon à s'adapter exactement à l'entrée de la galerie de bois qui donne accès dans la caisse.

La trappe est alors ouverte, et les Guêpes prennent leur vol au dehors ; toutes celles qui sortent se retournent aussitôt et décrivent des orbes de plus en plus larges, en regardant l'orifice d'entrée du nid à mesure qu'elles s'éloignent, de façon à en conserver le souvenir. Aussi le courant des entrées et des sorties ne tarde-t-il pas à s'établir d'une façon fort régulière ; bientôt les Guêpes ont fait connaissance avec la nouvelle contrée qu'elles habitent et elles reviennent au nid comme si elles avaient toujours occupé cet emplacement.

Je vois la reine pondre coup sur coup dans le gâteau supérieur. Après avoir pondu un œuf, elle se promène un peu, allant demander soit aux larves, soit plus rarement aux ouvrières quelque nourriture. Les ouvrières ne font, du reste, pas plus attention à elle qu'à une compagne ordinaire. La reine, après avoir exploré une cellule avec sa tête, pour y pondre ensuite un œuf, peut se tromper et, en se retournant, introduire son abdomen dans une cellule autre que celle qu'elle avait explorée. De cette erreur peut, ainsi que je l'ai constaté, résulter la ponte de deux œufs dans la même cellule. La présence de deux œufs dans la même cellule peut donc être due à la reine et non seulement aux ouvrières pondeuses. Il convient, toutefois, de faire cette réserve que la reine n'est pas dans des conditions entièrement normales, le gâteau présentant une assez forte obliquité destinée à faciliter son examen ; quoi qu'il en soit, les rapports de direction entre la reine et le gâteau ne se trouvent pas changés. Il est à noter que, contrairement à ce qu'on voit à la fin de la saison, la reine ne fréquente guère les gâteaux à grandes cellules ; ces gâteaux sont presque déserts ; au contraire, l'activité est grande sur les autres, notamment sur le supérieur. Les ouvrières se sont occupées à relier les différents gâteaux entre eux et à les fixer aux morceaux de bois qui les supportent ainsi qu'aux parois de la caisse.

Le 22 août, je vois une grosse *Vollucella zonaria* se promener à l'intérieur du nid. Elle parcourt les rayons avec une grande tranquillité, et les Guêpes n'y font aucune attention. Il me semble évident que l'adaptation de la Volucelle doit consister dans la tranquillité de l'allure avec laquelle elle se promène dans le guêpier ; cette tranquillité contraste avec l'agitation où se trouve une Guêpe d'une autre colonie qu'on introduit

dans un nid; on comprend que l'une passe inaperçue non pas à cause de sa vestiture présentant une lointaine analogie avec celle des Guêpes, mais à cause de ses allures calmes; tandis que l'autre, à cause de son agitation, malgré son facies identique, ne pourra manquer d'être massacrée.

Le 23 août, le nid est presque entièrement masqué par les lames de papier auxquelles les ouvrières travaillent activement.

Le 8 octobre, l'enveloppe de papier, devenue très épaisse, est enlevée de façon à démasquer les rayons; la population des Guêpes est nombreuse, je vois au moins une jeune reine.

Le 19 octobre, la colonie est toujours très nombreuse et très active, malgré le froid; le nid est très bien abrité et au sec, ce qui évidemment retarde beaucoup sa destruction. L'enveloppe de papier, qui a encore été reformée, est enlevée; les grandes cellules sont en assez grand nombre operculées, et il y a des jeunes reines. Je ne vois pas de mâles.

Le nid est détruit et examiné le 27 octobre.

La reine mère est encore vivante, mais immobile et engourdie par le froid.

Les différents gâteaux, énumérés de bas en haut, présentent les particularités suivantes :

G. 1. Grandes cellules. — De formation nouvelle (le G. 1 primitif ayant une position trop oblique a été entièrement abandonné); toutes femelles (larves, 42; nymphes, 4).

G. 2. Grandes cellules.— Ancien; toutes femelles (larves, 20; nymphes, 74).

G. 3. Petites cellules. — Larves, 21 mâles pour 85 femelles; nymphes, 17 mâles pour 2 femelles.

Parmi ces larves mâles, il y en a de jeunes, bien blanches et bien nourries; la ponte des mâles continue donc alors qu'elle est depuis longtemps interrompue dans les grandes cellules.

G. 3 *bis*. Mixte. Il est formé d'un groupe intercalé de grandes cellules anciennes auquel les ouvrières ont surajouté des petites cellules.

Les grandes cellules contiennent 23 larves femelles.

Les petites cellules contiennent 27 femelles pour 2 mâles, quelques jeunes larves.

G. 4. Petites cellules. — Larves, 18 mâles pour 32 femelles; nymphes, 50 mâles pour 2 femelles (totalité).

G. 6. Petites cellules. — Larves, 10 mâles pour 24 femelles ; nymphes, 14 mâles pour 1 femelle.

Fécondité des ouvrières dans le nid artificiel. — Le 2 septembre, 30 étant examinées, sont reconnues stériles; il en est de même de 16 examinées le 8 octobre et de 35 le 19 octobre. Les ouvrières pondeuses paraissent donc bien être absentes pendant toute la durée de l'expérience.

Expérience sur les ouvrières pondeuses (voir p. 26). — A. Le 20 août, des

cellules operculées sont mises dans une cage qui ne contiendra donc que des ouvrières écloses à partir du 20 août. Le 5 septembre, il y a des œufs nombreux. Le 7 septembre, je trouve dans ces ouvrières qui pondent abondamment, sur 40 individus, 3 féconds, soit 1 septième ; le 1er octobre, sur 30, 9 féconds, soit près de 1 tiers. Ponte très abondante.

B. Le 21 août, je donne à des ouvrières non fraîchement écloses provenant du même nid un rayon dont les cellules ont été soigneusement vidées. Le 5 septembre, j'examine le gâteau : il n'y a pas un œuf.

Conclusions. — 1° Au milieu d'août, la proportion des mâles, encore très faible pour les grosses larves, est beaucoup plus forte pour les larves de petite taille. Cette proportion diminue dans les gâteaux à petites cellules de bas en haut.

2° Dans un nid normal, au milieu d'août, il peut y avoir des ouvrières fécondes dans la proportion de 1 quinzième, mais elles sont en général fécondes à un faible degré.

3° L'examen du nid artificiel du 27 octobre nous montre la spécialisation complète des grandes cellules pour les femelles (reines) à cette époque ; au contraire, les mâles sont très nombreux à tous les stades, mais surtout à l'état de nymphes dans les petites cellules. En supposant que ces mâles aient été, dans le cas actuel, retardés dans leur développement, on ne peut, en tout cas, pour les larves et surtout pour les jeunes stades, assigner à la ponte des œufs qui les ont produits une date plus lointaine que le 2 septembre. Or, les ouvrières ayant été reconnues stériles à cette époque, on doit en conclure que ces mâles, au moins pour une bonne partie d'entre eux, ont été produits par la reine.

4° Lorsqu'on sépare de la reine des ouvrières *fraîchement écloses*, une très forte proportion d'entre elles ne tardent pas à devenir fécondes à un haut degré, alors que celles qui restent dans le nid avec la reine restent stériles.

N° 3. — Nid du 17 août 1893. Iteuil.

La reine n'est pas trouvée. Le nid est de très grosse taille (environ 40 centimètres de diamètre). La colonie est extrêmement nombreuse. Il y a quelques rares mâles adultes ; mais les mâles sont encore très rares, même dans la colonie larvaire. Sur plus de 500 grosses larves ou cellules operculées, je ne trouve que 4 individus mâles, dont 1 près d'éclore. Ces individus mâles se trouvent aussi bien dans les gâteaux supérieurs que dans les inférieurs, à côté de larves ou nymphes ouvrières du même âge.

Pas de détails sur les gâteaux.

Expérience sur les ouvrières pondeuses. — Le 18 août, un fragment de gâteau, dont toutes les cellules ont été vidées, est mis dans la petite caisse vitrée dont nous avons parlé pour le nid n° 2 ; cette caisse est ensuite mise

en communication avec une grande cage où se trouvent un assez grand nombre de Guêpes provenant du nid pris le 17 août (fig. 8). Dès le surlendemain matin, le 20 août, je constate que la ponte est commencée. Le 26 août, toutes les cellules ont reçu des œufs et toutes contiennent au moins deux œufs, un bon nombre trois ou quatre. Il est à noter que, malgré cette ponte, les ouvrières n'ont pas établi de nouvelles cellules et que le travail pour la production du papier est très peu actif. Le développement des larves est très lent. Les ouvrières détruisent un très grand nombre d'œufs et arrachent les larves à mesure qu'elles se développent pour en nourrir d'autres. Je surveillais entre autres une larve qui avait pris déjà un beau développement et qui remplissait presque sa cellule; elle l'emportait en taille sur toutes les autres et pouvait bien avoir une avance de trois jours sur les plus fortes. Je l'avais encore vue le 2 septembre au soir; le 3 septembre, elle était disparue. Le lendemain, 4 septembre, je pris une ouvrière en flagrant délit, achevant de tirer d'une cellule la larve qui, après celle dont je viens de parler, était la plus grosse et la mieux venue de toutes ; une autre Guêpe qui passait l'aida dans son travail ; puis, campée sur le nid, elle la tritura pendant longtemps entre ses mandibules de façon à former une boule de hachis destinée à l'alimentation des autres larves. Après ces constatations, je n'avais plus à m'étonner de voir ma colonie larvaire rester indéfiniment aux mêmes stades, puisque, à mesure qu'une larve commençait à se faire remarquer par sa taille, elle était impitoyablement arrachée pour servir de nourriture à ses jeunes sœurs.

Il faut attribuer, je crois, les faits précédents à la désorientation des Guêpes causée par la captivité. En tout cas, la nourriture mise dans la cage, miel et foie de veau, ne leur manquait pas; mais il est à penser que la colonie était beaucoup trop nombreuse pour le gâteau qui lui avait été délivré; peut-être aussi l'installation était-elle moins favorable que dans la première expérience.

Il est assez vraisemblable que cet instinct que les Guêpes ont d'arracher les larves de leurs cellules pour alimenter les plus jeunes doit se manifester à l'état de liberté dans certaines occasions. Lorsque le mauvais temps se continue sans interruption, empêchant le ravitaillement de la colonie, il y a évidemment intérêt pour la société à sacrifier quelque gros individu dont le corps fournira de quoi assurer l'existence à un grand nombre de petits. Au lieu d'utiliser des provisions de vivres comme les Abeilles, les Guêpes se trouveraient alors, en temps de disette, utiliser les provisions qu'elles auraient accumulées dans le corps des grosses larves, celles-ci jouant alors le rôle de sacs à provisions occasionnels.

Le 4 septembre, pendant la nuit, je séparai la caisse de la cage et, plaçant la caisse devant une fenêtre constamment ouverte, j'ouvris la trappe. Les Guêpes furent ainsi rendues à la liberté et un bon nombre revinrent au

nid ; mais, malgré cette disposition, le décimage des larves n'en continua pas moins. Le 19 septembre, l'abandon du nid était presque complet. Je procédai à son examen ; il contenait un grand nombre d'œufs, un certain nombre de très jeunes larves et deux larves un peu plus grosses ayant un diamètre de 3 à 4 millimètres. Ces deux larves, ainsi qu'une autre examinée précédemment, étaient du sexe mâle.

Quelques ouvrières avaient persisté à revenir au nid ; une fut disséquée et ses ovaires étaient gonflés d'œufs à différents degrés de développement ; le réceptacle séminal était clair.

Des œufs que j'avais remarqués le 4 septembre n'étaient pas encore éclos le 13, et il est probable qu'ils avaient été pondus quelques jours avant celui où je les avais remarqués ; ce retard de développement s'explique par les nuits fraîches, l'absence de papier entourant le nid et concentrant la chaleur, la rareté des Guêpes ; pour l'expérience de juillet, au contraire, toutes les conditions étaient favorables.

Conclusions. — 1° Au milieu d'août, les mâles sont encore très rares dans les nids, non seulement parmi les adultes, mais encore parmi les nymphes et les grosses larves.

2° Etant donné que les ouvrières ont pondu presque immédiatement après la capture du nid, cette expérience prouverait bien qu'il existe normalement des ouvrières pondeuses dans les nids au milieu d'août ; malheureusement, la reine n'a pas été trouvée et, bien qu'il soit infiniment probable qu'elle était présente, et qu'elle m'a échappé, il convient de faire une réserve pour ce qui concerne ce nid, car il n'est pas impossible que les ouvrières pondeuses qui se trouvaient dans le nid dussent leur existence à la disparition de la reine.

N° 4. — Nid du 19 août 1895. Beauvais (Oise).

Je n'ai pas vu ce nid, qui a été capturé par M. Charles Janet. J'ai, par son obligeance, reçu un envoi des Guêpes prises dans ce nid et j'ai trouvé :

1° Sur 20 prises au vol autour du nid, 0 fertile (un tiers à peu près avec œufs très incomplètement développés) ;

2° Sur 20 capturées dans la terre autour du nid, 0 fertile.

Donc, sur au moins 40 examinées, 0 fertile.

Conclusion. — Cette observation montre que les ouvrières pondeuses peuvent manquer ou, tout au moins, être très rares dans les nids, même vers le 20 août, c'est-à-dire à l'époque où elles devraient être le plus nombreuses, si elles étaient la cause unique de la grande production des mâles dans la première moitié de septembre.

N° 5. — Nid du 23 août 1893. Iteuil.

La reine est trouvée. Le nid présente 7 gâteaux superposés qui sont, de bas en haut :

G. 1. — Grandes cellules. — De petite taille, entièrement vide.

G. 2.— Grandes cellules.— De grande taille, en partie vide; œufs, larves et cellules fraîchement operculées; aucune note sur le sexe.

G. 3.— Petites cellules.— Proportion des mâles très forte; grosses larves, 110 mâles pour 50 femelles (ouvrières); nymphes, nombre des ouvrières l'emporte sur celui des mâles.

On observe la répartition des mâles par groupes et par séries d'une façon très accentuée.

G. 4. — Petites cellules. — Proportion des mâles à peu près la même que pour le suivant.

G. 5.— Petites cellules.— Proportion des mâles : 68 mâles pour 250 femelles (ouvrières); il y en a un bon nombre à l'état de nymphes.

G. 6.— Petites cellules.— Proportion des mâles : 30 mâles pour 200 femelles (ouvrières).

Conclusions. — 1° Les mâles sont plus nombreux à l'état de grosses larves qu'à l'état de nymphes; nous sommes encore dans la phase ascensionnelle de la courbe de la production des mâles.

2° Le nombre des mâles à l'état de grosses larves ou de nymphes décroît dans les gâteaux à petites cellules de bas en haut.

N° 6. — Nid du 29 août 1895. Saint-Maur (Seine).

La reine n'est pas trouvée.

Contrairement à l'usage, ce nid de *Vespa germanica* n'est pas souterrain[1] ; il est suspendu au plafond d'une cabane dans un jardin. L'enveloppe est traversée par une petite solive soutenant le plafond. Ce nid a de 25 à 28 centimètres de diamètre. L'enveloppe sphérique est très volumineuse par rapport au contenu ; je ne vois qu'un orifice. En ouvrant l'enveloppe, je constate que le nid est très en retard pour la saison; il ne contient que 4 gâteaux, qui sont *tous à petites cellules* et qui sont, de bas de haut :

G. 1 (D. = 11°). — Grosses larves, 13 mâles pour 40 femelles.

Cellules operculées, toutes femelles.

G. 2 (D. =14°). — Grosses larves mâles très peu nombreuses.

G. 3. — Grosses larves mâles très peu nombreuses.

G. 4. — Pas de larves mâles parmi les grosses.

Les quatre gâteaux présentent de nombreux œufs et jeunes larves.

[1] ROUGET (**1873**), ANDRÉ (species des Hyménoptères ; Vespides, p. 862) et CH. JANET (**1895**ᵇ) ont aussi signalé des nids de *Vespa germanica* aériens.

Partout, la proportion des jeunes larves mâles est très forte, ce qui montre que l'apogée pour la production des mâles se produira dans ce nid plus tard que dans les autres.

Fécondité des ouvrières. — Sur 33 disséquées, 5 sont reconnues fécondes, soit une proportion d'un peu plus d'un septième ; 4 sur ces 5 sont fécondes à un faible degré (1 ou 2 œufs mûrs ou presque mûrs), mais une a les ovaires pleins et 4 gros œufs mûrs.

Conclusions. — 1° Ce nid, qui exceptionnellement était aérien, se trouvait très en retard à tous les points de vue (pas de grandes cellules, retard de la production des mâles, petite taille des ouvrières).

2° L'observation sur la fécondité des ouvrières montrerait bien la fécondité normale des ouvrières à cette époque ; mais la reine n'a pas été trouvée et l'on peut supposer que sa disparition a été la cause de la production des ouvrières pondeuses. Il convient toutefois de noter que, parmi les jeunes larves, il s'en trouvait une forte proportion de femelles et que, par conséquent, si la reine était disparue, elle l'était depuis peu. D'autre part, le nid étant très en retard, il se peut que l'apparition des ouvrières pondeuses ait été provoquée par une diminution de la ponte de la reine.

N° 7. — Nid du 1er septembre 1893. Iteuil.

La reine est trouvée.

Essais infructueux pour faire pondre la reine isolément. La reine ne pond pas dans les cellules qu'on lui donne et elle meurt au bout de deux jours.

L'examen détaillé du nid n'est pas fait. Il y a un gâteau mixte, contenant à la fois des petites et des grandes cellules ; celles-ci sont placées vers une extrémité et sur les bords. Le passage se fait à l'aide d'une ou deux rangées de cellules intermédiaires ; les larves mâles sont très nombreuses partout, ainsi que les nymphes, et il y a aussi un grand nombre de mâles éclos. Chose à noter, on rencontre aussi, bien qu'en petit nombre, des mâles dans les cellules intermédiaires et dans les grandes cellules. Les grandes cellules ne sont donc pas, à cette époque, encore exclusivement réservées aux reines.

Ouvrières pondeuses. — J'essayai d'associer un groupe d'ouvrières à une reine de *Vespa vulgaris* en leur donnant un nid artificiel formé de rayons de l'une et de l'autre espèce où les œufs et jeunes larves avaient été détruits. La reine de *Vespa vulgaris* fut trouvée morte le lendemain. Les fragments de nids de *Vespa vulgaris* furent considérés comme des objets étrangers et reliés par des bouts de papier aux autres fragments ; ils restèrent vides. De nombreux œufs et jeunes larves furent trouvés dans le nid le 12 octobre. Il y avait de plus une rosette formée de 53 petites cellules de nouvelle formation, dont chacune était dotée d'un œuf ou d'une jeune

larve. C'est la seule fois que j'obtins *une construction nouvelle* de cellules dans mes élevages en captivité. Les gâteaux à grandes cellules restèrent vides.

La dissection des ouvrières restant le 12 octobre donna, sur 61 ouvrières disséquées, 1 sixième d'ouvrières fertiles.

N° 8. — Nid du 10 septembre 1894. Alonne, près de Beauvais.

La reine est trouvée. Le nid, examiné de bas en haut, présente les détails suivants :

G. 1. — Grandes cellules. — Non operculées; toutes les larves femelles.

G. 2. — Grandes cellules. — Larves, toutes femelles.

Cellules operculées, toutes femelles (sauf une, que je vise entre toutes parce qu'elle a un opercule plat, blanc et mince et qui contient un mâle.)

G. 3. Mixte. — *a)* Grandes cellules.— Larves, 5 mâles pour 74 femelles.

Cellules operculées, 10 mâles pour 80 femelles.

Les cellules mâles operculées sont reconnaissables à leur opercule plat, blanc, mince, souple, tandis que celui des femelles est fortement bombé, de teinte jaunâtre, épais, opaque et comme parcheminé.

b) Petites cellules. Jeunes larves et œufs.

G. 4. — Petites cellules. — Larves, 190 mâles pour 213 femelles.

Cellules operculées, 76 mâles pour 60 femelles.

G. 5. — Petites cellules. — Larves, 29 mâles pour 80 femelles.

Cellules operculées, 210 mâles pour 100 femelles.

G. 6. — Petites cellules. — Larves, 11 mâles pour 147 femelles.

Cellules operculées, 45 mâles pour 60 femelles.

G. 7. — Petites cellules. — Larves, toutes femelles (70 sur 70).

Cellules operculées, 19 mâles pour 42 femelles.

G. 8. — Petites cellules. — Vide.

Fécondité. — Sur 30 Guêpes tuées le 11 septembre aussitôt après la capture du nid, toutes sont stériles (9, soit environ 1 tiers, contiennent de petits œufs très incomplètement développés).

Expérience sur la reproduction des Guêpes en captivité. — Le 14 septembre. je dispose dans une cage, l'un à côté de l'autre, deux fragments, l'un à petites, l'autre à grandes cellules, dans lesquels tout a été enlevé, sauf quelques larves non operculées. La reine d'abord, puis des ouvrières sont introduites; c'est sur le gâteau à grandes cellules que se porte et se tient la reine; c'est là aussi où se portent la plupart des ouvrières. Le 19 octobre, la reine est morte. Elle a pondu assez abondamment; il y a des œufs et des larves très jeunes dans les grandes cellules. Le froid assez vif explique, sans doute, l'arrêt de développement des larves.

Le 14 septembre, dans une autre cage, tout est disposé de même que

précédemment, mais des ouvrières sans reine y sont mises en assez grand nombre. Toutes se portent sur le gâteau à grandes cellules. Le 19 octobre, il n'y a pas un seul œuf de pondu; tout est vide.

Au point de vue de la fécondité de ces Guêpes mises en expérience, le résultat est le suivant :

Ouvrières avec la reine : sur 15 Guêpes disséquées, 0 fertile (6 ont seulement des œufs très incomplètement développés).

Ouvrières sans la reine : sur 21 Guêpes disséquées, 0 fertile (8 ont seulement des œufs très incomplètement développés).

Conclusions. — 1° Dans ce nid, la spécialisation des grandes cellules pour les reines est déjà très nettement accentuée; pourtant, certaines d'entre elles renferment des femelles intermédiaires — il est vrai, peu nombreuses — et un petit nombre dans le gâteau supérieur (G. 3) contiennent des mâles; ces rares mâles des grandes cellules n'existent guère que dans ce gâteau supérieur et ils sont en nombre notablement plus grand à l'état de nymphes qu'à l'état de larves, ce qui montre que la spécialisation pour les reines tend à devenir de plus en plus forte jusqu'à devenir complète.

2° Pour les gâteaux à petites cellules, la proportion des mâles dans les cellules non operculées décroît de bas en haut; pour les cellules operculées, on obtient, d'une façon générale, la même décroissance; pourtant la courbe se relève pour le gâteau 5.

3° Dans tout le nid, la proportion des mâles est notablement plus forte dans les cellules operculées que dans les cellules non operculées, ce qui indique que la reproduction des mâles est en forte décroissance et qu'on est, au contraire, à peu près à l'apogée de la période d'éclosion des mâles.

4° D'après les dissections, il n'existe plus d'ouvrières pondeuses dans le nid au mois de septembre, ou, tout au moins, elles y deviennent très rares, et l'on ne saurait expliquer par elles la présence des nombreuses larves mâles encore jeunes qu'on y rencontre.

5° La séparation des ouvrières d'avec la reine n'a pu, dans le cas actuel, déterminer leur fécondité; ce fait doit être attribué à ce que les Guêpes mises en expérience étaient déjà écloses depuis un certain temps et que les fragments de nids qui leur avaient été donnés *ne contenaient aucune cellule operculée;* or, ainsi que nous l'avons vu (nid n° 2), ce sont les nouvellement écloses qui sont de beaucoup les plus aptes à devenir fécondes sous l'influence de l'éloignement de la reine, surtout avec des conditions d'alimentation aussi défectueuses que celles de la captivité. Pour obtenir des ouvrières pondeuses à coup sûr et dans une forte proportion, il faut, en isolant des gâteaux à cellules operculées, obtenir un certain nombre de Guêpes fraîchement écloses, les mettre, *sans la reine mère*, dans une cage avec des rayons vides ou ne contenant que des cellules operculées, et les nourrir aussi abondamment qu'on pourra.

6° Un fait intéressant à noter est la préférence marquée que la reine et les ouvrières montrent pour les grandes cellules à cette époque.

N° 9. — Nid du 17 septembre 1893. Iteuil.

La reine est trouvée. L'examen détaillé du nid n'est pas fait; les deux gâteaux inférieurs sont à grandes cellules. Les grandes cellules sont, pour la plupart, occupées par des reines; pourtant, dans le deuxième gâteau, on voit quelques cellules dont l'opercule est plat et qui contiennent une larve mâle ne la remplissant pas.

Expériences sur la reproduction. — A. Les 19 et 20 septembre, je dispose dans la caisse vitrée, pouvant être rendue obscure à volonté par la fermeture d'un volet de bois, un nid artificiel formé d'un gâteau à grandes cellules et de deux à petites cellules. Ces gâteaux contiennent 210 cellules operculées, 113 grosses larves (petites cellules) et 28 larves moyennes (grandes cellules).

Tous les œufs et jeunes larves ont été soigneusement détruits.

La caisse qui contient ce nid est mise en communication avec une grande cage claire destinée à représenter pour les Guêpes le monde extérieur (fig. 8). Dans ce nid artificiel est introduite d'abord la reine, puis une soixantaine d'ouvrières.

Résultat le 12 octobre : il y a dans les cellules des œufs et un bon nombre de larves minuscules; en outre, dans la cage claire, il y a des jeunes larves qui ont été récemment arrachées de leurs cellules par les Guêpes; elles sont au nombre de 29, dont 28 femelles et 1 mâle; parmi elles se trouvent 17 larves jeunes (dont la larve mâle), qui sûrement ne sont pas antérieures à la date de la mise en expérience. Etant donné que presque toutes les larves ayant atteint une certaine taille avaient été arrachées par les Guêpes, il est vraisemblable que beaucoup d'entre elles avaient été détruites.

B. Le 20 septembre, la contre-épreuve est instituée. Un nid artificiel, formé d'un gâteau à petites cellules et d'un gâteau à grandes cellules, est disposé dans une cage où est introduit un nombre d'ouvrières à peu près égal à celui de l'expérience faite avec la reine; ces ouvrières, du reste, proviennent du même nid et ont été prises dans les mêmes conditions. Les gâteaux donnés contiennent 162 cellules operculées et 98 grosses larves; tous les œufs et jeunes larves ont été soigneusement détruits.

Résultat le 12 octobre : le premier gâteau inférieur à petites cellules contient de nombreux œufs et petites larves, souvent plusieurs dans la même cellule. Le deuxième gâteau à grandes cellules contient des œufs et très jeunes larves dans la plupart des cellules, et même quelquefois plusieurs dans la même. Malgré la petitesse des larves, je puis en examiner quelques-unes et constater qu'elles sont mâles.

Fécondité des ouvrières. — 1° Ouvrières tuées au moment de la capture du nid : sur 50, toutes stériles ; 9 autres, prises parmi celles qui restent avec persistance sur le nid, sont en outre disséquées et trouvées stériles ;

2° Ouvrières conservées avec la reine en captivité et tuées le 14 octobre : sur 20, toutes stériles ;

3° Ouvrières conservées en captivité, séparées de la reine et tuées le 18 octobre : sur 30, un tiers de fertiles.

Conclusions. — Les ouvrières étaient stériles au moment de la capture du nid ; maintenues en captivité sans la reine, elles sont devenues fertiles dans la proportion d'un tiers ; au contraire, maintenues en captivité avec la reine, elles sont restées stériles. La fécondité des ouvrières s'est donc développée sous l'influence de l'éloignement de la reine ; elle ne peut être due qu'à l'absence des jeunes larves dans le nid.

Cette expérience nous montre en outre que la reproduction de la reine compte à cette époque en majorité des femelles.

N° 10. — Nid du 3 octobre 1893. Iteuil.

La reine mère est trouvée. Ce nid contient une quantité extrêmement nombreuse de jeunes reines et de mâles. Les gâteaux, énumérés de bas en haut, présentent les détails suivants :

G. 1. — Grandes cellules. — Exclusivement des femelles (reines).

G. 2. — Mixte. Petites cellules. — 7 mâles pour 70 femelles.

Intermédiaires, 1 mâle pour 70 femelles (grosses ouvrières).

Grandes cellules, toutes femelles (reines).

G. 3. — Petites cellules. — 102 mâles pour 70 femelles.

G. 4. — Petites cellules. — 70 mâles pour 82 femelles.

G. 5. — Petites cellules. — 47 mâles pour 64 femelles.

G. 6. — Petites cellules. — A peine habité, 1 mâle pour 15 femelles.

Les larves qui s'y trouvent sont flasques, jaunes et amaigries.

G. 7. — Abandonné.

G. 8. — Abandonné.

Les cellules operculées de ce nid sont peu nombreuses ; le nombre des mâles y est considérable (pas de proportion indiquée). On peut évaluer que le rapport des mâles aux femelles pour toutes les petites cellules du nid égale 200 mâles sur 280 femelles (ouvrières).

La proportion des jeunes larves mâles ne dépassant pas 8 millimètres est fortement inférieure à celle des jeunes larves d'ouvrières de même taille (9 mâles pour 33 femelles) ; ces petites larves sont, du reste, en très petit nombre, comparativement aux grandes.

Observations sur la reproduction de la reine. — Le 6 octobre, la reine est mise dans une cage avec 25 ouvrières environ et deux fragments de

gâteau, l'un à petites, l'autre à grandes cellules, placés à côté l'un de l'autre. Les œufs et jeunes larves ont été partout détruits (sauf quelques œufs dans le gâteau à grandes cellules). La reine et les ouvrières se tiennent avec une constance persistante sur le gâteau à grandes cellules, pour lequel elles ont une préférence marquée. Le gâteau à petites cellules est entièrement négligé. Lorsque la reine pond dans une grande cellule, le thorax et la tête sont penchés en avant; elle a l'abdomen presque en totalité enfoncé dans la cellule; ses pattes, rejetées en arrière et écartées, s'arc-boutent fermement sur les cellules voisines; elle reste dans cette position environ trois minutes, puis se retire. Avant d'introduire son abdomen dans la cellule, la reine l'explore en y pénétrant tête première. Après la ponte de l'œuf, une ouvrière vient, s'introduit dans la cellule et y disparaît presque entièrement, tête première, puis en ressort au bout de quelques instants. Les ouvrières ne font guère plus attention à la reine qu'à une quelconque de leurs compagnes (une fois pourtant, j'en vois une montée sur le dos de la reine et lui léchant la tête). La reine ne suit pas d'ordre bien fixe dans le dépôt de ses œufs, mais elle se tient dans une même région qui représente un foyer de ponte et qu'elle remplit peu à peu en le parcourant en tous sens; c'est dans cette région que se tiennent de préférence les ouvrières que j'ai adjointes à la reine. Ces ouvrières visitent les cellules de la région de ponte avec une grande activité; elles y restent souvent plongées fort longtemps, et l'on ne voit dépasser que l'extrémité de l'abdomen animé de légers mouvements respiratoires (fait également signalé par Ch. Janet pour *Vespa crabro*); les œufs qui se trouvent placés dans les grandes cellules se trouvent ainsi soumis à une réelle incubation; il convient toutefois de noter que cette incubation est un peu fortuite, car on peut trouver des ouvrières ayant la même position dans des cellules où il n'y a pas d'œuf. L'œuf semble néanmoins exercer sur les ouvrières une certaine attraction; j'ai vu, en effet, une ouvrière pénétrer successivement dans des cellules vides et les abandonner aussitôt; puis ensuite pénétrer dans une cellule dotée d'un œuf et y rester d'une façon prolongée. Il semble bien qu'il y ait là une réelle incubation.

Pour forcer la reine à pondre dans les petites cellules, j'enlève presque toutes les grandes cellules, ne laissant au-dessous du gâteau à petites cellules qu'une rosette de 7 grandes cellules (2 avec œufs, 2 avec larves). La reine paraît assez désorientée; quant aux ouvrières, elles se groupent aux environs de la rosette à grandes cellules ou sur elle-même, entrant dans les cellules pour couver les œufs. La reine pond quelques œufs dans les petites cellules, sans pourtant que j'assiste à la ponte; elle meurt le 10 octobre.

Conclusions. — 1° Il résulte de l'examen du nid qu'au commencement d'octobre on ne trouve plus dans les grandes cellules que du couvain des-

tiné à donner des reines; leur spécialisation est donc devenue complète. Le développement d'un individu étant évalué à environ un mois, on peut dire que les grandes cellules sont spécialisées pour les reines dès le commencement de septembre.

2° Pour les petites cellules, la proportion des mâles diminue de bas en haut; exception pourtant doit être faite pour les petites cellules du gâteau mixte, qui semblent influencées par leur voisinage avec les grandes cellules et ne contiennent qu'une très petite quantité de mâles.

3° La reine et les ouvrières montrent une très grande préférence pour les grandes cellules à cette époque. Les œufs semblent y recevoir des soins spéciaux (incubation).

N° 11. — Nid du 4 octobre 1895. Saint-Maur.

La reine mère est trouvée. Les gâteaux, de bas en haut, présentent les détails suivants :

G. 1 (D. = 11ᶜ à 12ᶜ). — Grandes cellules. — Larves, 120 grosses larves toutes femelles.

Cellules operculées, 136, toutes femelles.

Quelques œufs et jeunes larves.

G. 2 (D. = 14ᶜ à 17ᶜ). — Grandes cellules.— Larves, 97, toutes femelles.

Cellules operculées, 8 mâles, 174 femelles.

Ces quelques nymphes mâles ont au moins les yeux noirs; les opercules de leurs cellules sont surbaissés.

Une quinzaine de jeunes larves sont en outre examinées et trouvées femelles.

G. 3 (D. = 18ᶜ à 16ᶜ).— Grandes cellules.— Larves grosses ou moyennes, 150, toutes femelles.

Cellules operculées. Sur un très grand nombre, il n'y en a que 4 ou 5 sur le bord, à opercules surbaissés, et contenant des mâles.

Œufs et jeunes larves assez nombreux.

G. 4 (D. = 17ᶜ à 19ᶜ).— Petites cellules.— Larves, 120 mâles pour 130 femelles (la proportion des femelles s'est trouvée augmentée par ce fait que tout un coin du gâteau ne présentait que des femelles).

Groupement des sexes très marqué; mâles dans certaines places, femelles dans d'autres.

Cellules operculées, 104 mâles pour 4 femelles.

Jeunes larves, 29 mâles pour 14 femelles.

G. 5 (D. = 16ᶜ à 17ᶜ).— Petites cellules.— Larves, 80 mâles pour 143 femelles.

Cellules operculées, 105 mâles pour 5 femelles.

Petites larves, 19 mâles pour 25 femelles.

G. 6 (D. = 18^c à 16^c). Petites cellules. — Larves, 47 mâles pour 171 femelles.

Cellules operculées, 76 mâles pour 15 femelles.

Petites larves, 22 mâles pour 32 femelles.

G. 7 (D. = 15^c). — Petites cellules. — Larves, 20 mâles pour 185 femelles.

Cellules operculées (peu nombreuses) : 6 larves mâles pour 3 larves femelles; 2 nymphes mâles pour 2 nymphes femelles; total : 8 mâles pour 5 femelles.

G. 8. — Petites cellules. — Larves amaigries, mal nourries, jaunes et ridés; larves, 2 mâles pour 91 femelles.

Pas de cellules operculées.

G. 9. — Petites cellules. — Entièrement condamné par une couche de papier.

Fécondité des ouvrières. — Sur 30 ouvrières de ce nid tuées le jour même de sa capture, toutes sont stériles, et il n'y a pas tendance à la formation d'œufs.

Conclusions. — 1° Il résulte de l'examen du nid que les grandes cellules sont entièrement spécialisées pour les reines à cette époque, puisque toutes les *larves* qu'on y rencontre sont femelles. On peut pourtant exceptionnellement trouver encore quelques nymphes mâles, qui sont tout au moins au stade de la pigmentation des yeux.

2° Pour les petites cellules, c'est dans les cellules operculées que la proportion des mâles est de beaucoup la plus forte, le nombre des nymphes mâles l'emportant de beaucoup sur le nombre des nymphes femelles. Dans les grosses larves, la proportion des mâles décroît ensuite considérablement, puis elle s'accroît ensuite légèrement pour les petites larves. Cette légère recrue dans la production des mâles ne peut être due aux ouvrières pondeuses, puisqu'elles font défaut à cette époque ; elle ne semble pouvoir être attribuée qu'à la fatigue du réceptacle de la reine ou à la raréfaction de son contenu.

3° Dans les gâteaux à petites cellules, la proportion des mâles diminue de bas en haut.

4° Au commencement d'octobre, il n'y a pas dans le nid d'ouvrières pondeuses.

N° 12. — Nid du 7 octobre 1895. Saint-Maur.

Ce nid, qui m'a été apporté sans que je puisse connaître son emplacement, est très petit et très en retard pour la saison. Il a seulement 14 centimètres de haut sur 13 centimètres de large. Il contient la reine mère, des ouvrières et des mâles, pas de jeunes reines.

G. 1 (D. = 3^c,5). — Grandes cellules. — Grosses larves, 19, toutes femelles.

Petites larves et œufs.

Pas de cellules operculées.

G. 2 (D. = 7^c,5).— Petites cellules.— Larves, 19 mâles pour 80 femelles.
Cellules operculées, 7 mâles pour 21 femelles.
Petites larves et œufs.
G. 3 (D. = 9^c,5). — Petites cellules.— Larves, 32 mâles pour 93 femelles.
Cellules operculées, 92 mâles pour 16 femelles.
G. 4. — Petites cellules. — Larves, 21 mâles pour 100 femelles.
Cellules operculées, 33 mâles pour 17 femelles.
G. 5 (D. = 9^c). — Petites cellules. — En grande partie vide. Quelques œufs, quelques petites larves femelles.
G. 6. — Petites cellules. — Vide.

N° 13. — Nid du 11 octobre 1893. Iteuil.

La reine n'est pas trouvée.

Ce nid est tout en largeur, ce qui explique la disposition des grandes cellules.

G. 1.—Mixte (très grand). *Grandes cellules* (à la périphérie, par groupes). Larves, 32 femelles pour 0 mâles.

Petites cellules. Larves, 81 femelles pour 3 mâles.

Ni œufs, ni jeunes larves ; seulement 7 cellules maigrement operculées.

G. 2 (très grand). — Petites cellules. — Grosses larves, 16 mâles pour 56 femelles.

Jeunes larves, 5 mâles pour 18 femelles.

Nombreux œufs et très jeunes larves; cellules operculées très rares; les larves de taille intermédiaire sont rares.

G. 3. — Petites cellules. — Larves, 19 mâles pour 61 femelles.

Œufs et très jeunes larves dans la région centrale.

G. 4. — Petites cellules. — Larves, 84, toutes femelles.

Ni œufs, ni jeunes larves.

G. 5. — Petites cellules. — Vide.

G. 6. — Petites cellules. — Vide.

Conclusions. — 1° Les grandes cellules sont spécialisées pour les reines.

2° Dans les petites cellules; la proportion des mâles diminue d'une façon générale de bas en haut, avec, toutefois, cette remarque que le maximum se trouve au niveau de G. 3, au lieu de se trouver au niveau de G. 2 ; et, de plus, les petites cellules qui se trouvent dans le gâteau mixte sont fortement influencées par le voisinage des grandes cellules et ne contiennent qu'une très faible proportion de mâles.

N° 14. — Nid du 14 octobre 1893. Iteuil.

Nous arrivons au terme de la reproduction ; à cette époque, la majeure partie des nids sont déserts et envahis par les larves de Volucelles. Celui-ci,

cependant, contient encore une très nombreuse population. Malgré cette nombreuse population d'adultes, je le trouve entièrement vide de couvain; à peine quelques vieilles larves flétries. Il y a des jeunes reines, quelques mâles; la reine mère n'y est pas. Au-dessous du nid, quelques grosses larves de Volucelles.

Conclusions. — S'il n'y a ni œufs ni larves dans ce nid où les ouvrières abondent, mais où il n'y a pas de reine mère, c'est qu'il n'y a pas d'ouvrières pondeuses à cette époque.

Nids envahis par les parasites. — Du 30 septembre au 11 octobre 1893, je capture six nids entièrement dévastés par les larves de Volucelles et par d'autres larves de Diptères; ils sont inutilisables pour les observations. Après le 11 octobre, il m'est impossible de trouver un nid en état. Les parasites, les ondées et les premières gelées blanches ont tout ruiné. Les Blaireaux (*Meles taxus*), qui ne sont pas rares dans la Vienne, contribuent aussi à leur destruction; ils creusent la terre et enlèvent les gâteaux, qu'on retrouve épars en morceaux aux alentours de l'excavation creusée par l'animal.

2° *VESPA VULGARIS.*

N° 15. — Nid du 6 septembre 1893. Iteuil.

Ce nid est anormal.

Il est placé profondément, au bord de l'eau, entre les racines d'un peuplier; il est formé de trois petits gâteaux tassés les uns contre les autres; c'est un nid rudimentaire, presque sans enveloppe. La colonie est très faible et les Guêpes sont très petites, bien au-dessous de la moyenne à cette époque. Je ne trouve pas de reine; cependant, les larves et nymphes examinées, même les larves toutes jeunes, sont des larves d'ouvrières. La reine a-t-elle été détruite depuis peu, m'a-t-elle échappé (peu probable), ou une ouvrière, dans certaines conditions encore inconnues, est-elle capable de fonder un nid minuscule et de donner elle-même naissance à des ouvrières? Ce sont là des questions insolubles. En tout cas, ce nid présente une disposition très anormale.

N° 16. — Nid du 7 septembre 1893. Iteuil.

La reine mère est trouvée. Ce nid est sur les bords du Clain, entre les racines d'un saule, au fond d'un long couloir, situé assez profondément en terre.

L'état du nid n'est pas exposé en détails; il présente une dizaine de gâteaux.

L'un des gâteaux inférieurs est mixte, et les grandes cellules ne présentent que des femelles.

La proportion des mâles est très forte dans tout le reste du nid ; il y a bien 10 larves mâles contre 1 d'ouvrière.

Les mâles adultes ne sont pas encore apparus, à cette époque ; il n'y en a même pas encore à l'état de nymphes, et l'état le plus avancé qu'on trouve pour les mâles est le stade pronymphe ; toutes les nymphes sont des ouvrières. L'apparition des mâles se fait donc à une période déterminée et tout à coup.

Expérience sur la ponte des ouvrières. — Le 8 septembre, un fragment de nid à petites cellules est disposé dans une cage qui est mise en communication avec une autre; beaucoup de grosses larves et de cellules operculées sont conservées, mais tous les œufs et jeunes larves sont détruits. Une soixantaine d'ouvrières sont introduites dans la cage, et une nourriture abondante leur est donnée.

Le 18 septembre, c'est-à-dire dix jours après la mise en expérience, je constate qu'il y a dans les cellules un très grand nombre d'œufs. Ces œufs étant difficiles à voir, à cause de l'incidence de la lumière, il est probable qu'il en existait déjà quelques-uns les jours précédents. La ponte s'est donc produite au bout de moins de dix jours ; peut-être y avait-il des ouvrières fertiles au moment de la mise en cage ; sinon, la fertilité se développe très vite et très facilement chez *Vespa vulgaris*. Le développement des œufs et jeunes larves est extrêmement lent. Le 2 octobre, il y a 298 œufs ou jeunes larves, ces dernières peu nombreuses ; le 12 octobre, le nombre des œufs a diminué et il n'y a que deux ou trois jeunes larves.

Conclusions. — 1° On trouve la même spécialisation des grandes cellules que chez *Vespa germanica*.

2° Les mâles ne sont pas encore apparus à l'état d'adultes, le 7 septembre ; leur apparition est donc plus tardive que chez *Vespa germanica* (remarque déjà faite par Rouget) ; de plus, l'apparition des mâles se fait tout à coup, à une époque bien déterminée et avec une très grande affluence.

3° Les ouvrières, maintenues en captivité et séparées de la reine, peuvent pondre abondamment ; mais le développement des larves est arrêté, par suite du manque de chaleur et des soins insuffisants donnés par les ouvrières ; en outre, les œufs et les larves sont mangés en grande partie par les ouvrières.

N° 17. — Nid du 9 septembre 1895. Saint-Maur.

La reine est trouvée. Le nid comprend 8 gâteaux, qui sont, de bas en haut.

G. 1 (D. = 15c). — Grandes cellules. — Grosses larves au centre, toutes femelles.

Œufs et petites larves sur 6 à 7 rangées périphériques.

G. 2 (D. = 18^c). — Grandes cellules. — Presque toutes femelles ; les exceptions sont très rares ; quelques nymphes mâles ; je trouve aussi une grosse larve femelle.

G. 3 (D. = 21^c). — Petites cellules. — Larves, 80 mâles pour 35 femelles.

Cellules operculées, 107 mâles pour 45 femelles.

La zone où se trouvent ces cellules operculées présente une première sous-zone contenant des imagos prêtes à sortir de la cellule et où les mâles sont extrêmement rares ; mais, une rangée plus loin (deuxième sous-zone), on trouve, au lieu d'imagos, des nymphes, plus ou moins avancées, qui, toutes, ou presque toutes, sont mâles ; une rangée encore plus loin (troisième sous-zone) présente des jeunes nymphes et pronymphes avec une proportion de mâles très forte, mais pourtant inférieure à celle de la rangée précédente ; puis arrivent les zones correspondant aux larves, où la diminution dans la proportion des mâles s'accentue encore davantage.

G. 4 (D. = 22^c). — Petites cellules. — Même disposition que le précédent. Énorme proportion de mâles, surtout dans les nymphes blanches à yeux noirs.

G. 5 (D. = 21^c). — Petites cellules. — Proportion des mâles énorme, surtout dans les mêmes nymphes à yeux noirs ; elle diminue notablement dans les larves, surtout dans les larves d'âge relativement jeune.

G. 6 et G. 7. — Petites cellules. — Larves, 29 mâles pour 51 femelles.

(Dans certains endroits, la proportion des femelles est même beaucoup plus forte.)

Cellules operculées. Jeunes nymphes, toutes mâles.

Imagos et nymphes avancées, toutes femelles.

Nous voyons que ces gâteaux 6 et 7 sont en retard sur les précédents, puisque ici ce sont les jeunes nymphes qui sont mâles, tandis que, dans les autres gâteaux, c'étaient, au contraire, les nymphes d'un âge déjà avancé qui contenaient la plus forte proportion de mâles.

Conclusions. — Ce nid nous montre : 1° la spécialisation des grandes cellules pour les reines : 2° l'apparition des mâles se faisant tout à coup ; la courbe de production s'élève presque verticalement et atteint d'emblée son maximum, qui est de courte durée, la décroissance ayant lieu presque immédiatement.

N° 18. — Nid du 16 septembre 1894. Beauvais.

Ce nid a été capturé par M. Ch. Janet ; je ne l'ai pas vu.

Sur 45 ouvrières de ce nid, 11 sont reconnues fertiles, soit donc un quart ; parmi elles, l'une est très fortement féconde.

Cette observation semble bien impliquer que, chez *Vespa vulgaris*, il existe normalement des ouvrières fécondes en septembre. Il convient, tou-

tefois, de faire des réserves; car, comme je n'ai aucune donnée sur le nid, il pourrait très bien se faire que la reine fût absente ou qu'il y ait eu interruption de sa ponte, conformément à un cas fort remarquable que j'ai eu l'occasion d'observer, un an plus tard, à la même époque (nº 19).

Nº 19. — Nid du 17 septembre 1895. Fontenay-aux-Roses (Seine).

La reine est trouvée.

Le nid se trouve au bout d'une très longue galerie souterraine dans les racines d'un arbre. Il présente 11 gâteaux superposés, qui sont de bas en haut.

G. 1. — Grandes cellules. — Dix-huit grandes cellules contenant de nombreux œufs ; la ponte dépasse de beaucoup la production des cellules ; on trouve très fréquemment 2 œufs et jusqu'à 4 et 5 œufs dans la même cellule.

G. 2 (D. = 10c). — Grandes cellules. — Cellules operculées (au centre), 60 femelles (= totalité).

Grosses larves (rares), 1 mâle pour 8 femelles.

Pas de larves de taille intermédiaire.

Petites larves, toutes mâles.

Ponte d'une extrême abondance : les œufs se trouvent au nombre de 2, 3, 4 et davantage dans la même cellule.

G. 3 (D. = 11c). — Petites cellules. — Cellules operculées (très nombreuses) : individus prêts à éclore, presque tous femelles; nymphes jeunes ou moyennes, 50 mâles pour 2 femelles.

Grosses larves (rares), 14 mâles pour 10 femelles.

Pas de larves de taille intermédiaire.

Petites larves, toutes mâles.

Ponte d'une profusion invraisemblable ; presque toutes les cellules étant operculées, les ouvrières ont pondu dans les interlignes des opercules ; je constate 9 œufs dans une même cellule.

G. 4 (D. = 15c). — Petites cellules. — Cellules operculées. Mâles très nombreux partout.

Grosses larves. Mâles très nombreux (13 mâles pour 1 femelle).

Pas de larves intermédiaires.

Petites larves, toutes mâles.

Ponte extrêmement abondante (de 5 à 10 œufs par cellule).

G. 5 (D. = 18c à 13c). — Petites cellules. — Cellules operculées, 39 mâles pour 38 femelles.

Grosses larves, 42 mâles pour 65 femelles.

Pas de larves intermédiaires.

Petites larves, toutes mâles.

Ponte extrêmement abondante.

G. 6 (D. = 19^c^ à 14^c^). — Petites cellules. — Cellules operculées (très nombreuses), 23 mâles pour 61 femelles.

Grosses larves (rares), 4 mâles pour 36 femelles.

Pas de larves intermédiaires.

Petites larves très nombreuses, mâles.

Ponte extrêmement abondante.

G. 7 (D. = 17^c^). — Petites cellules. — Cellules operculées, 1 mâle pour 65 femelles.

Grosses larves, 3 mâles pour 70 femelles.

Pas de larves intermédiaires.

Petites larves, toutes mâles.

Ponte extraordinairement abondante.

G. 8 (D. = 15^c^), — Petites cellules. — Cellules operculées, immense majorité femelle.

Grosses larves, immense majorité femelle (114 femelles pour 1 mâle).

Pas de larves intermédiaires.

Petites larves, toutes femelles.

Ponte très abondante, surtout à la périphérie où sont des œufs multiples.

G. 9 (D. = 12^c^). — Petites cellules. — Cellules operculées (rares), 8 femelles.

Grosses larves (rares), 12 femelles.

Œufs et jeunes larves mâles.

G. 10. — Petites cellules. — Quelques œufs.

G. 11. — Petites cellules. — Vide.

Fécondité des ouvrières. — Sur 31 ouvrières de ce nid, tuées au moment de sa capture, 19 sont fécondes, donc plus de la moitié, et la plupart le sont à un degré très fort, nullement comparable à cette fécondité se traduisant par la présence de 2 ou 3 œufs que nous avons fréquemment rencontrée. Les ovaires sont bourrés d'œufs à tous les stades de développement.

Conclusions. — L'étude de ce nid nous montre :

1° La spécialisation des grandes cellules;

2° Que la reproduction des mâles a commencé subitement et avec une grande intensité à la même époque de l'année que pour le nid précédent; puis il y a ensuite une décroissance lente dans la production des mâles.

3° La diminution de la proportion des mâles dans les petites cellules de bas en haut du nid; en bas ce sont les mâles qui dominent, en haut ce sont les femelles (ouvrières).

4° Ce nid présente ce fait très remarquable d'un arrêt complet de la ponte de la reine, correspondant à tout l'espace de temps nécessaire pour

amener une toute jeune larve de 4 à 5 millimètres jusqu'à la taille qu'elle présente au moment de s'operculer. Pendant ce temps, il n'existait aucune ouvrière pondeuse, car s'il y en avait eu, on aurait au moins trouvé quelques larves de taille intermédiaire. Puis, tout à coup, la ponte a repris avec une intensité incroyable, et toute la lignée qui en est résultée est mâle. Cette ponte anormale est due au développement de la fécondité des ouvrières. L'interruption de la ponte de la reine a suffi pour déterminer la fécondité de la plupart d'entre elles à un degré des plus remarquables.

N° 20. — Nid du 11 octobre 1895. Iteuil.

La reine mère est trouvée.

G. 1. — Grandes cellules. — Larves, 41, toutes femelles.

Cellules operculées, 3, toutes femelles.

Œufs et très jeunes larves.

G. 2. Mixte. — Grandes cellules. — Quatre mâles dont 2 jeunes larves (placés de préférence dans la série intermédiaire), 17 femelles.

— Petites cellules, 19 mâles pour 34 femelles.

Œufs nombreux et jeunes larves ; quelques cellules operculées.

G. 3. — Petites cellules. — Grosses larves, 30 mâles pour 25 femelles.

Jeunes larves inférieures à 8 millimètres, 35 mâles pour 15 femelles.

Nombreux œufs et jeunes larves, 1 cellule operculée.

G. 4. — Petites cellules. En partie vide. — Grosses larves, 17 mâles pour 20 femelles.

Petites larves, 6 mâles pour 14 femelles.

G. 5. — Petites cellules. — Vide.

G. 6. — Petites cellules. — Vide.

G. 7. — Petites cellules. — Vide.

Conclusions. — 1° Les grandes cellules sont spécialisées pour les reines, pourtant d'une façon moins nette ; les 4 mâles qui y sont signalés se trouvaient-ils tous dans la série intermédiaire ? Mes notes ne sont pas assez explicites à cet égard.

2° Contrairement à ce que nous avons vu dans les nids précédents, les plus jeunes stades présentent une proportion de mâles plus forte que pour les anciens ; la courbe de production des mâles se relève donc légèrement à la fin de la saison.

3° Le gâteau qui renferme la plus forte proportion de mâles est celui qui vient au-dessus du gâteau mixte ; au contraire, les petites cellules du gâteau mixte n'en renferment qu'une faible quantité. Ces faits rentrent bien dans la règle générale.

4° Les cellules operculées sont rares à la fin de la saison, ainsi que nous l'avons, du reste, constaté dans d'autres nids ; les larves n'ont plus la

force de tisser leurs opercules; toute cette progéniture est fatalement condamnée.

3° *VESPA MEDIA*.

N° 21. — Nid du 17 juillet 1895. Saint-Leu-Taverny (Seine-et-Oise).

La reine est trouvée. Elle est incapable à cette époque de voler; il est curieux de la voir se dérober furtivement, se cacher derrière un gâteau ou un pilier aussitôt qu'on veut la saisir. Ses allures craintives contrastent avec la hardiesse des ouvrières. Le nid, suspendu à un rameau de coudrier, est presque sphérique; il a 14 centimètres de diamètre; l'entrée est légèrement excentrique, sans cheminée. Il y a 6 enveloppes concentriques, toutes ne remontant pas jusqu'en haut, mais pouvant s'insérer l'une sur l'autre. Le massif formé par les trois gâteaux qui se trouvent à l'intérieur est très loin de remplir la cavité de l'enveloppe. Les deux gâteaux inférieurs, G. 1 (35 millimètres) et G. 2 (65 millimètres), sont à grandes cellules; le supérieur, G. 3 (8 centimètres), est à petites cellules. Il n'y a pas trace de mâles parmi les larves moyennes et grosses, les nymphes et les imagos; je ne puis rien dire pour les très jeunes larves. La colonie, entièrement composée d'ouvrières, se monte à une centaine.

Expérience sur la reproduction. — Le 23 juillet, G. 1 et G. 2 sont enveloppés dans un treillis métallique, en forme de petite cage conique, après destruction de tout ce qu'ils contiennent. La reine est incluse dans cette petite cage. Ensuite tous les œufs et jeunes larves de G. 3 sont détruits et la petite cage conique est placée dans le nid au-dessous de G. 3, de sorte que les trois gâteaux gardent leurs relations primitives dans l'enveloppe commune. Le nid ainsi constitué est rendu aux ouvrières; celles-ci ne font aucune attention à la reine captive et ne la nourrissent pas. Le 26, la reine est morte.

Le 8 août, les Guêpes de ce nid sont tuées. Le gâteau supérieur, qui seul était à leur disposition, ne présente pas un œuf et, comme les larves et nymphes qui s'y trouvaient sont écloses, toutes les cellules sont absolument vides.

Ainsi, les ouvrières, bien que séparées de la reine depuis le 23 juillet, ne sont pas devenues fertiles. Elles avaient reçu comme nourriture du miel et, contrairement à ce qui a lieu pour les Guêpes souterraines, elles refusaient toute espèce de viande ; il aurait sans doute fallu leur donner des proies vivantes, et c'est sans doute à ce défaut de nourriture azotée qu'il faut attribuer leur stérilité persistante.

N° 21 *bis*.

Nid de remplacement. — Le 29, j'apprends qu'un nid s'est formé sur l'emplacement du précédent. Il s'est formé aussitôt et, quatre ou cinq jours

après la capture du premier, il avait, paraît-il, à peu près le même volume qu'il devait conserver plus tard jusqu'au moment où je m'en emparai. Je le pris le 5 août au soir, par un temps très pluvieux; je pus m'emparer ainsi de toute la colonie sans laisser échapper une seule Guêpe; elle était formée de 29 ouvrières. Ce nid, traversé obliquement par une branche de noisetier, a une forme beaucoup plus conique, plus étroite que les nids de *Vespa media* fondés par des reines que j'ai recueillis jusqu'ici. Le haut du nid est formé par un feutrage de lames de papier irrégulièrement croisées sur 3 centimètres d'épaisseur. L'orifice, ovalaire, étroit, limité par une enveloppe spiralée, est placé excentriquement, de façon à être presque vertical. Si l'on en fait la coupe, on peut compter à l'intérieur et en bas 7 enveloppes concentriques. Au dôme feutré se trouve fixé un petit gâteau de cellules suspendu par trois piliers, et qui présente d'une façon évidente trois centres de formation, comme si trois ouvrières à la fois avaient pris l'initiative de construire. Van Ankum a figuré un nid analogue (**1870**) et M. Charles Janet m'a dit en avoir aussi récemment observé.

Dans le cas actuel, deux des centres se trouvent fusionnés en dessous; mais l'un d'eux, bien que légèrement soudé, reste encore bien distinct. Ce gâteau multiple présente 47 cellules; le centre est occupé par de grosses larves (15), la périphérie par des jeunes larves et des œufs. Un œuf se trouve très singulièrement placé dans une fausse cellule à la base du pédicule du petit centre. Les 28 larves que j'examine (les seules qui puissent se prêter à un examen macroscopique) sont mâles.

Fécondité. — Les Guêpes prises dans le nid de remplacement le 29 juillet donnent le résultat suivant : sur 29, 7 sont fécondes, soit près d'un quart; sur ces 7, 2 sont très fécondes et offrent la particularité de présenter sur l'abdomen des petites taches d'usure analogues à celles des reines mères, mais plus petites.

Nous avons vu, par contre, que les ouvrières conservées en captivité, bien que privées de reine à partir du 23 juillet et gardées jusqu'au 8 août, n'ont pas pondu.

Conclusions. — 1° Les ouvrières privées de reine et en liberté ont reconstruit un nid qui, par sa disposition, montre que plusieurs ouvrières ont dû avoir à la fois l'initiative de sa formation. Parmi ces ouvrières, un quart sont devenues fécondes. Reste à savoir si elles le seraient devenues dans les conditions normales, sans l'éloignement de la reine. Nous devons remarquer que leur fécondité a dû se déclarer rapidement; car la capture du premier nid a eu lieu le 17 juillet et le 5 août il y avait déjà des grosses larves dans le nid de remplacement. Les ouvrières ont donc dû commencer à pondre cinq à sept jours après la capture du nid.

2° En captivité, pour *Vespa media*, l'éloignement de la reine ne suffit pas

pour rendre les ouvrières pondeuses, puisque, en même temps que les ouvrières laissées libres devenaient fécondes, celles conservées en captivité et également privées de reine restaient stériles. Cette expérience montre bien que des Guêpes déjà écloses peuvent devenir fécondes ou rester stériles suivant les conditions favorables ou défavorables qu'elles rencontreront.

N° 22. — Nid du 17 juillet 1895. Antony (Seine).

La reine mère est trouvée.

Ce nid est fixé à un rameau de groseillier qui le traverse obliquement; il est de forme à peu près sphérique et a 13 centimètres de diamètre. L'orifice est excentrique, sans cheminée.

Les gâteaux sont au nombre de 2.

L'inférieur, G. 1, présente des grandes cellules qui contiennent des larves et surtout des nymphes, toutes femelles (grosses ouvrières).

Le supérieur, G. 2, présente des petites cellules qui contiennent des larves et nymphes toutes femelles (petites ouvrières).

Entre les petites ouvrières et les grosses, il y a, du reste, tous les intermédiaires. Beaucoup de cellules vides, œufs et jeunes larves.

Conclusions. — Dans les nids de *Vespa media*, au milieu de juillet, il n'y a pas de mâles ni dans les adultes, ni dans les nymphes, ni dans les grosses larves; il y a des ouvrières de tailles diverses, les petites localisées dans le gâteau supérieur, les grosses dans le ou les gâteaux inférieurs.

N° 23. — Nid du 3 août 1895. Fontenay-aux-Roses.

La reine n'est pas trouvée.

Ce nid est suspendu à un rameau de *Viburnum opulus* (boules-de-neige), à quelques centimètres au-dessus d'une hauteur d'homme. Ce nid est d'une très belle taille, il a 22 centimètres de long sur 21 centimètres de large; son orifice arrondi, sans cheminée, est placé excentriquement; il est traversé en haut par deux rameaux. Il y a des reines et des mâles éclos en grand nombre. La colonie est asphyxiée avec le sulfure de carbone; les ouvrières meurent, les reines et les mâles résistent, au contraire, en grand nombre; j'ai eu plus d'une fois déjà l'occasion de remarquer cette résistance des individus reproducteurs aux gaz toxiques.

Les enveloppes du nid sont au nombre d'une douzaine; elles se réunissent du reste entre elles en se bifurquant. Les gâteaux sont au nombre de 4; ils sont réunis entre eux, non plus par un simple pilier médian plus ou moins aplati, comme c'était le cas pour les deux nids précédents, mais par des lames sinueuses et ramifiées rayonnant autour d'un centre et s'insérant entre les cellules, parfois en obturant quelques-unes.

Ces gâteaux, de bas en haut, présentent les détails suivants :

G. 1. — Grandes cellules. — (200 à 250). Cellules operculées, 30 femelles (reines) pour 15 mâles.

Larves, 40 femelles (reines) pour 15 mâles.

Première génération partout (les générations sont comptées par les culots de matière excrémentitielle rejetés par la larve).

Œufs en petit nombre et très jeunes larves.

La ponte s'est concentrée sur ce gâteau inférieur.

G. 2. — Grandes cellules. — Cellules operculées, 30 femelles (reines) pour 17 mâles.

Larves, 30 femelles (reines) pour 17 mâles.

Première génération partout.

Ni œufs, ni larves.

G. 3. — Grandes cellules. — Cellules operculées, 13 femelles (reines) pour 19 mâles.

Larves, 6 femelles pour 29 mâles.

Au centre (cellules operculées et grosses larves), deuxième génération.

Ni œufs, ni jeunes larves.

G. 4. — Petites cellules. — Cellules operculées, 11 femelles (ouvrières) pour 18 mâles.

Larves, 3 femelles pour 9 mâles.

Deuxième génération (sauf pour les 2 ou 3 rangées périphériques).

Ni œufs, ni jeunes larves ; la plupart des cellules vides.

Fécondité. — Sur 30 ouvrières disséquées, 30 sont stériles.

Conclusions. — 1° La reine, qui sans doute est disparue depuis peu, paraît avoir concentré sa dernière ponte sur le gâteau inférieur ; ce fait n'est pas pour nous surprendre, car nous savons que c'est là que se concentre l'activité du nid.

2° Les grandes cellules ne sont pas spécialisées pour les reines, mais peuvent indifféremment contenir des mâles.

3° Pour les gâteaux à grandes cellules, la proportion des mâles augmente graduellement de bas en haut ; pour les deux gâteaux inférieurs, la proportion des mâles est un peu plus forte dans les cellules operculées que dans celles non operculées ; le contraire a lieu pour les deux gâteaux supérieurs.

4° Ce nid n'ayant que des ouvrières stériles (ou, tout au moins, les ouvrières fertiles y étant très rares), alors qu'à la même époque (5 août) la colonie privée de reine du nid de remplacement de Saint-Leu présentait un septième d'ouvrières fertiles, on peut en conclure que la fécondité des ouvrières, en liberté, est due au moins en grande partie à l'éloignement de la reine.

Les faits suivants sont en outre à noter :

1° Les femelles des trois gâteaux inférieurs sont des reines, reconnais-

sables à leur taille et à leur coloration. Les femelles du gâteau supérieur sont de franches ouvrières. Les femelles du gâteau 3 sont des reines, mais d'une taille légèrement au-dessous de la moyenne. Je n'ai pas vu de femelles sur la nature desquelles on puisse hésiter au sujet de leur différenciation en ouvrières ou en reines.

2° Dans les trois gâteaux inférieurs (grandes cellules), les cellules mâles operculées se reconnaissent à leurs opercules surbaissés. Dans le gâteau supérieur, elles ne se reconnaissent pas.

3° Il n'y a aucune spécialisation des cellules ; les mêmes cellules peuvent abriter successivement des ouvrières et des mâles ou des reines. En effet, les cellules operculées du gâteau 3, contenant des reines et des mâles, avaient abrité une première génération de grosses ouvrières.

La gradation se fait donc de la façon suivante : A, petites ouvrières du gâteau supérieur (G. 3) ; B, grosses ouvrières constituant la première génération du gâteau 2 (G. 2) ; C, reines constituant la deuxième génération du gâteau 2, plus petites que les autres reines ; D, reines des gâteaux inférieurs. Toutefois, il y a un hiatus entre les ouvrières les plus grosses et les reines les plus petites (dédoublement de la courbe de Galton).

Chez les mâles, où il n'est pas besoin de différenciation en deux classes, les mêmes différences de taille existent, mais il n'y a pas d'hiatus.

4° La proportion de la partie reproductrice du nid (reines et mâles) par rapport à la partie stérile (ouvrières) est beaucoup plus forte que chez les Guêpes souterraines. Nous voyons, en effet, qu'à part les deux générations du gâteau 4 et la première génération du centre du gâteau 3, tout le reste donne des reines et des mâles ; aussi trouve-t-on souvent dans les nids, au mois d'août, beaucoup plus de reines et de mâles que d'ouvrières. Le gâteau supérieur (G. 4), consacré aux ouvrières, est de plus celui qui est le plus tôt abandonné.

5° Les Guêpes qui avaient été laissées dehors au moment de la capture du nid, bien qu'elles fussent assez nombreuses, ne firent pas de nid de remplacement. Elles se groupèrent en essaim sur la branche où avait été fixé le nid, mais ne firent pas la moindre ébauche de construction. L'essaim diminua de jour en jour jusqu'à disparaître. Le 20 août, il n'y avait plus une Guêpe. Le temps fut très mauvais pendant toute cette période.

N° 24. — Nid du 8 août 1895. Bourg-la-Reine (Seine).

La reine n'est pas trouvée.

Ce nid est fixé à une branche de marronnier ; il est de beaucoup le plus haut placé que j'aie observé. Il est, en effet, suspendu dans l'arbre à 5m,50 de haut. A cause de la difficulté de la capture, la très grande majorité des ouvrières s'échappent au moment où je détache le nid. Il ne reste dans le

nid que 9 ouvrières, 25 mâles et 18 femelles. Le nid a une longueur de 21 centimètres sur 17 centimètres de largeur; il présente un orifice excentrique. Il est traversé par un rameau qui passe dans la calotte immédiatement au-dessus du gâteau supérieur. Il y a 10 enveloppes concentriques et 4 gâteaux. Pas d'œufs dans le nid.

Larves nues très rares.

G. 1. — Grandes cellules. — Rosette de 10 cellules vides.

G. 2 (D. = 7c,5). — Grandes cellules. — Quinze femelles (reines) pour 43 mâles.

Immense majorité de cellules operculées; autour, 16 larves, dont 3 jeunes, et cellules vides.

Une seule génération.

G. 3 (D. = 11c,5). — Grandes cellules. — Sept femelles (reines) pour 38 mâles.

Une seule génération.

G. 4 (D. = 10c,5). — Petites cellules. — Seize femelles (ouvrières) pour 18 mâles.

Toute la région centrale a eu deux générations.

Conclusions. — 1° Il n'y a pas de spécialisation des cellules.

2° Les mâles dominent de beaucoup dans tout le nid.

3° Pour les gâteaux à grandes cellules, la proportion des mâles augmente de bas en haut.

N° 24 *bis*.

Pendant le courant d'août, un nid de remplacement se forma. Il était fixé sur le pétiole d'une feuille de marronnier. Le 9 septembre, le pétiole de la feuille se désarticula et le nid tomba à terre. Je vins le chercher le 10 au soir. Ce nid a une forme bien régulière; il a 12 centimètres de long, 10 de large. L'orifice n'est pas excentrique comme dans les cas précédents, mais placé en dessous du nid. Il y a à l'intérieur 5 Guêpes mortes qui étaient encore vivantes le 9 septembre. A l'intérieur de l'enveloppe formée de 5 feuillets se trouve un gâteau qui a 5 centimètres de diamètre et présente : à son centre, 23 cellules operculées avec nymphes ou pronymphes mâles; autour, des cellules avec 19 larves mâles et 35 cellules vides, soit, en tout, 77 cellules et une lignée de 42 mâles. Ainsi, les Guêpes qui sont restées dehors sont devenues en partie fécondes; d'autre part, le fait de l'absence d'œufs et de jeunes larves dans ce nid de remplacement semble indiquer que leur fécondité a cessé ou que les pondeuses sont disparues depuis quelque temps; en outre, le fait de l'absence d'œufs et de jeunes larves dans le nid primitif indique que les ouvrières ne pondaient pas ou peu au moment de sa capture; elles ne devaient donc pas pondre,

ou du moins dans une très faible mesure, pendant que la reine était dans le nid[1]. Il en résulte que la grande proportion de mâles qui se trouvait dans le nid primitif (n° 24) était due à la reine, et la fécondité des ouvrières ne se serait déclarée qu'un certain temps après la disparition de la reine.

Conclusions. — 1° La fécondité des ouvrières ne semble guère se développer qu'après la disparition de la reine.

2° La reine prend une très large part à la production des mâles.

N° 25. — Nid du 11 août 1895. Fontenay-aux-Roses.

Ce nid étant placé dans un jardin voisin du mien, je pus l'observer facilement.

Il était fixé à une branche de groseillier. Le 16 juillet, il avait à peu près 13 centimètres de diamètre.

Le 9 août, je me mets en observation devant le nid; les Guêpes entrent et sortent par le même orifice placé excentriquement. Parmi celles qui sortent, j'en vois une qui emporte avec elle au vol une larve blanche; quelque temps après, une autre emporte une larve noire et décomposée; enfin, en voici une qui prend son vol avec une grosse larve blanche; mais le fardeau est trop lourd, et elle tombe à terre avec sa charge, puis, la resaisissant, s'efforce en vain de prendre son essor; je m'empare alors de la larve, qui est bien vivante et du sexe mâle.

Ainsi, nous sommes au moment du massacre final, observé par divers auteurs, notamment par Réaumur pour les guêpiers souterrains. Il n'y a aucune larve tombée au-dessous du nid. Les Guêpes les emportent au loin. Au-dessous du nid, je vois seulement deux cadavres de Guêpes adultes.

Le 10 août, je fais les mêmes observations. Pendant une heure et demie, je vois environ 5 ou 6 Guêpes, parmi le grand nombre de celles qui sortent, entraîner au dehors une larve du nid.

Parmi celles qui reviennent au nid, il y en a un bon nombre qui rapportent de grosses boulettes noirâtres. J'en prends une et je constate que la boulette est formée d'un Insecte broyé, la couleur noire étant due aux morceaux de chitine. L'Insecte paraît être en général un gros Diptère.

Le 11 août, je capture le nid avec toute sa colonie. La reine mère n'y est pas. Le nid a 20 centimètres de long sur 17 centimètres de large. Il est traversé obliquement, à sa partie supérieure, par un rameau de groseillier. Il y a environ une dizaine d'enveloppes. L'orifice, excentrique et spiralé, n'a pas plus de $1^{cm},5$ de diamètre.

A l'intérieur, les gâteaux sont de bas en haut :

[1] Il faut tenir compte pourtant de ce fait que les œufs peuvent être mangés à cette époque par les ouvrières.

G. 1 (D. = 4^c). — Grandes cellules. — Soixante cellules. Périphérie, vides; centre, 16 larves mâles.

Ni œufs, ni jeunes larves.

G. 2 (D. = 10^c). — Grandes cellules. — Cellules operculées, 37 femelles (reines) pour 39 mâles.

Larves, 13 mâles (= tout).

Ni œufs, ni jeunes larves.

G. 3. — Grandes cellules. — Cellules operculées, 6 femelles (reines) pour 19 mâles.

Pas de larves.

Grande majorité de cellules vides.

G. 4 (D. = 10^c,5). — Petites cellules. — Cellules operculées, 10 femelles (ouvrières) pour 23 mâles.

Pas de larves.

Fécondité. — Sur 37 disséquées et formant la colonie, 1 seule féconde. Ses ovaires sont bien gonflés et il y a quelques œufs prêts à être pondus.

Conclusions. — 1° Pour les cellules operculées, la proportion des mâles augmente de bas en haut.

2° La fin de la reproduction a été consacrée uniquement aux mâles, puisque toutes les larves du nid sont mâles. Il est difficile de dire la part qui revient à la reine dans cette production.

3° La présence d'une ouvrière pondeuse coïncidant avec l'absence d'œufs et jeunes larves dans le nid indique que les œufs et jeunes larves doivent être mangés par les ouvrières à cette époque.

N° 26. — Nid du 29 août 1895. Saint-Maur.

Ce nid, de très belle taille, a 25 centimètres de long sur 21 centimètres de large; il est longitudinalement et latéralement traversé par une branche d'arbuste à laquelle il se trouve fixé. Le volume du nid intérieur n'est pas en rapport avec celui de l'enveloppe. La colonie ne contient que des ouvrières en assez grand nombre et de très nombreux mâles; il n'y a pas de reine mère ni de jeunes reines.

Les gâteaux, au nombre de 4, contiennent un couvain disposé d'une façon assez irrégulière, avec zones interrompues et irrégulièrement sinueuses. Il n'y a pas d'œufs, mais il y a des très jeunes larves.

En allant de bas en haut, le gâteau inférieur contient 40 cellules operculées avec mâles, 36 larves mâles et des très jeunes larves.

Le gâteau 2 contient 27 cellules operculées mâles et 16 larves mâles.

Le gâteau 3 contient 27 cellules operculées mâles et 20 larves mâles.

Le gâteau 4 contient 1 cellule operculée avec 1 femelle (ouvrière) prête à éclore, 18 cellules operculées avec mâles et 12 larves mâles.

Conclusions. — En totalisant, nous avons dans le nid 112 nymphes, pronymphes ou imagos prêtes à éclore, mâles, et 84 larves mâles, soit un total de 196 mâles pour une unique imago ouvrière prête à éclore. Cette ouvrière unique est évidemment en retard à cause de sa situation peu favorable pour la nutrition (elle est placée tout à fait à la périphérie du gâteau supérieur). On peut donc estimer que la ponte donnant exclusivement naissance à des mâles a commencé depuis un temps plus long qu'il n'est nécessaire pour le développement d'un individu. Cela nous reporte au moins à la fin de juillet, et alors, nous devons admettre de deux choses l'une, ou bien que la reine ne produisait que des mâles à cette époque, et que sa ponte a été continuée par celle des ouvrières pondeuses ; ou bien que, par suite de la disparition précoce de la reine, les ouvrières pondeuses sont apparues en grand nombre dans le nid et ont donné naissance à toute la lignée mâle qu'on y rencontre. Cette dernière hypothèse nous paraît être la seule vraisemblable, car si la lignée mâle de ce nid était due pour une première période à la reine, pour une seconde aux ouvrières pondeuses, il y aurait eu une interruption entre les deux pontes, ce qui se traduirait dans le nid par un hiatus dans la succession des stades.

Fécondité. — Sur 36 ouvrières disséquées, 5 sont fécondes, dont 3 très fortement, soit un septième ; l'une a des ovaires qui ressemblent à ceux d'une reine mère ; l'abdomen présente de petites taches d'usure.

N° 27. — Nid du 4 septembre 1895. Saint-Maur.

Ce nid est anormal.

Il est de petite taille. Il ne présente que 2 gâteaux et une faible colonie de mâles et ouvrières.

En arrachant une vingtaine de larves (à peu près tout ce qu'il y a dans le nid), je constate qu'elles sont mâles ; il en est de même des nymphes. Les larves sont flétries et amaigries ; il y a encore des œufs et des jeunes larves. Les œufs sont assez nombreux ; on peut en voir deux dans la même cellule.

Conclusions. — 1° Il me semble probable que ce nid doit être un nid de remplacement.

2° Il peut encore y avoir des ouvrières pondeuses de *Vespa media* au commencement de septembre, c'est-à-dire près d'un mois après que les nids normaux ont atteint le terme de leur évolution.

4° *VESPA SAXONICA (VAR. NORVEGICA).*

N° 28. — Nid du 23 juin 1893. Iteuil.

Ce nid, fixé dans un poirier à environ $2^{m},50$ de haut, mesurait 22 centimètres de long sur 18 centimètres de large ; sa forme était analogue,

du reste, à celle des nids de *Vespa media*. Bien qu'un grand nombre d'ouvrières fussent restées au dehors au moment de la capture, la colonie capturée, pourtant, était encore très nombreuse pour un nid aérien et se montait à plusieurs centaines d'individus.

La reine mère était présente et il y avait déjà un bon nombre de mâles et de reines.

La reine mère ayant été supprimée, ce nid est conservé avec la colonie vivante en captivité jusqu'au 13 juillet. Le 25 juin et les jours suivants, j'observe des accouplements (p. 44). Les éclosions sont abondantes, mais le nombre des morts compense à peu près celui des naissances. Le 13 juillet, le nid est séparé de la colonie. Les enveloppes de papier qui l'entourent sont serrées les unes contre les autres ; on en constate une douzaine en bas; en haut, elles sont beaucoup plus nombreuses. A l'intérieur se trouvent 4 gâteaux, réunis entre eux par des piliers en forme de lames irrégulières ; les deux plus inférieurs sont, en outre, réunis à l'enveloppe par des brides de papier. Le gâteau supérieur est formé de petites cellules ayant $4^{mm},8$ de diamètre ; les 3 gâteaux inférieurs sont formés de grandes cellules ayant $5^{mm},9$ de diamètre. Les cellules qui sont à la périphérie du gâteau supérieur sont d'un diamètre légèrement plus large. Le gâteau supérieur présente cette particularité intéressante d'être très concave à sa face supérieure ; il constitue presque une demi-sphère creuse et les cellules sont disposées suivant la direction des rayons de cette sphère, de sorte que l'axe des cellules marginales est horizontal ; ce mode de nidification indique un acheminement vers les nids phragmocytares sphériques de de Saussure. Les deux gâteaux suivants présentent le même caractère, mais à un degré beaucoup plus faible ; ils sont incurvés beaucoup plus sur un côté que sur l'autre.

Au moment où je retire le nid de la cage, le 13 juillet, presque toutes les cellules des deux gâteaux supérieurs sont vides, à part quelques-unes qui contenaient des grosses larves. Les deux gâteaux inférieurs (surtout le plus inférieur) présentent un assez grand nombre d'œufs et quelques larves grosses ou moyennes; fréquemment on trouve 2 œufs dans la même cellule. La reine mère ayant été supprimée, on peut en conclure que ces œufs sont dus aux ouvrières pondeuses.

Il n'y a pas d'hiatus entre le type ouvrière et le type reine ; mais on remarque tous les intermédiaires, et il est impossible de dire où finit l'ouvrière vraie et où commence la reine.

Tandis que toutes les ouvrières de la colonie meurent tour à tour, les reines se blottissent, immobiles, les ailes repliées, groupées ensemble, dans les coins de la cage et survivent. Les mâles sont aussi plus résistants et survivent à la colonie d'ouvrières.

Il fut construit, par les ouvrières qui restèrent dehors au moment de la

capture du nid, un nid de remplacement ; mais il fut détruit avant que j'eusse le loisir de l'observer. Un deuxième nid de remplacement succéda au premier et eut encore le même sort.

5° *VESPA CRABRO.*

N° 29. — Nid du 5 août 1895. Iteuil.

Il n'y a pas un mâle dans la colonie, assez nombreuse. Le nid, placé dans un tronc d'arbre, est formé de 4 gâteaux superposés qui, énumérés de bas en haut, ont chacun 15 centimètres, 20 centimètres, 20 centimètres et 17 centimètres. Les cellules de tous ces gâteaux répondent au type de la petite cellule et mesurent en moyenne $8^{mm},2$ de diamètre. On ne remarque pas de différences de taille suivant les différents gâteaux. Les 3 gâteaux supérieurs voient évoluer, dans leur région centrale, la deuxième génération, et, pour le gâteau supérieur, cette deuxième génération est déjà dans des cellules operculées et répond: 1° à une région centrale; 2° à une zone périphérique beaucoup plus haute que le centre.

N° 30. — Nid du 26 août 1895. Livry, près du Raincy (Seine-et-Oise).

Ce nid avait été construit dans une petite caisse cubique de 20 centimètres de côté, placée contre un mur pour y faire nidifier les oiseaux. Il était fixé à la paroi supérieure au-dessus d'un nid d'oiseau abandonné. Ce nid, de très petite taille (9 centimètres de haut sur 12 centimètres de large), et ne comprenant que 2 gâteaux inclus dans une enveloppe simple renforcée de tubulures, était très en retard pour la saison. La mère faisait défaut. Il n'y avait que 2 ouvrières; tout le reste de la colonie, soit 21 individus, était du sexe mâle. En outre, 4 nymphes mâles et 1 imago mâle dans les cellules operculées. Ni œufs ni larves dans les cellules.

Le gâteau supérieur a 8 centimètres de large ; il contient, dans toute sa région centrale, des cellules dont les bords présentent des traces d'opercules et quelques cellules operculées contenant les mâles dont nous avons parlé. Il est à noter que l'une des plus centrales, *adjacente au pédicule* suspenseur du gâteau suivant, contient une nymphe mâle (presque imago) desséchée; or, cette cellule n'a pas été habitée deux fois, pas plus que les autres. Il semble résulter de ce fait que le nid dont il s'agit n'a jamais dû avoir de reine et que c'est peut-être un nid de remplacement. Il se peut encore que le couvain de la reine ait été, tout à fait au début, détruit par des oiseaux, ou bien que la reine ait exceptionnellement pondu un ou plusieurs mâles au début de son existence.

Le gâteau suivant était vide.

Le nid contenait une quinzaine de larves de *Velleius dilatatus.*

N° 31. — Nid du 29 août 1895. Saint-Maur.

Il est situé dans un tronc de saule, dans une petite île au milieu de la Marne.

En allant de bas en haut, les gâteaux sont :

G. 1 (D. = 13c). — Grandes cellules. — (D. de la cellule = 10mm,6). Jeunes larves au centre ; œufs à la périphérie sur une très large zone.

G. 2 (D. = 18c). — Grandes cellules.— (D. de la cellule = 10mm,6). Grande région centrale avec opercules ; 4 zones de grosses larves; 1 zone de jeunes larves.

Larves, 9 femelles pour 21 mâles.

Cellules operculées, 86 femelles (reines) pour 35 mâles (totalité).

Les cellules operculées occupées par des mâles se reconnaissent à leurs opercules surbaissés ; parfois, les cellules des femelles ont été prolongées un peu plus haut que les cellules des mâles ; ces mâles sont groupés en traînées ou en îlots.

G. 3 (D. = 20c sur 16c). — Grandes cellules.— (D. de la cellule = 10mm,6). Tout est operculé, formant une masse homogène ; autour seulement, quelques grosses larves.

Cellules operculées, 164 femelles (reines) pour 124 mâles (totalité).

Le stade le plus avancé dans ce gâteau est la nymphe à yeux noirs et dont la peau commence à se teinter.

G. 4. — Petites cellules. — Il y a toute une région centrale comprenant 18 rangées *transversales* de cellules non operculées et dont les cellules sont de petite taille ayant en moyenne 8mm,6 de diamètre. Puis une zone comprenant 4 ou 5 rangs circulaires de cellules en général operculées et d'un diamètre un peu plus grand (9mm,8). Le passage d'une grandeur à l'autre est graduel.

Ces cellules périphériques, à parois légèrement divergentes, forment donc une sorte d'intermédiaire entre les gâteaux à petites et les gâteaux à grandes cellules.

Centre. Grosses larves et quelques cellules operculées (deuxième génération), 24 femelles pour 14 mâles.

Une zone. Petites larves et œufs.

Une zone. Cellules operculées : opercules surbaissés, 32 femelles (ouvrières) pour 12 mâles ; opercules bombés (95), tous reines ou femelles intermédiaires.

G. 5 (D. = 15c). — Petites cellules. — Les cellules du centre ont un diamètre qui est en moyenne de 7mm,8 ; puis, en allant vers la périphérie, elles augmentent faiblement de diamètre jusqu'à 8mm,4, en présentant des parois légèrement divergentes.

Quelques mâles ; mais la plus forte proportion en ouvrières. Ici, les cellules operculées des mâles sont bombées comme celles des ouvrières.

G. 6 (D. = 10 à 11°). — Petites cellules (D. = 7mm,5 en moyenne). Vide. En forme de calotte très bombée, sauf 1 cellule operculée et 8 larves.

Les cellules de la région centrale ont 7mm,2. Les cellules de la périphérie augmentent légèrement de diamètre. Cette augmentation de diamètre est due à ce que les parois des cellules divergent plus que pour les centrales.

Dans ce nid, le gâteau 2 ne contient pas de stade plus avancé que les nymphes blanches et jeunes ; le gâteau 3, pas de stade plus avancé que la nymphe colorée ; les gâteaux 4 et 5 donnent seuls des éclosions.

Les cellules des régions centrales des gâteaux supérieurs 6, 5 et 4 voient évoluer la deuxième génération.

Conclusions. — 1° Chez *Vespa crabro*, il n'y a pas, entre les grandes cellules et les petites cellules, de contraste frappant ; les petites cellules peuvent présenter, parfois, un diamètre assez inégal, légèrement croissant de haut en bas du nid, et les cellules périphériques de chaque gâteau sont alors d'une taille intermédiaire entre les cellules du centre de ce gâteau et celles du centre du gâteau situé immédiatement au-dessous. Au contraire, les grandes cellules ne paraissent pas présenter ces différences de taille ; elles représentent le type définitif qui servira, dès lors, pour terminer le guêpier.

2° Il n'y a pas encore de mâles à l'état adulte à cette époque. (Cette conclusion ne saurait, toutefois peut-être, s'appliquer à tous les nids normaux.)

3° On rencontre des mâles dans tous les gâteaux à grandes et à petites cellules ; il n'y a pas de spécialisation (au moins à cette époque).

4° La proportion des mâles paraît augmenter de bas en haut pour les grandes cellules. Si ce fait se confirmait, il indiquerait une ébauche de spécialisation des gâteaux inférieurs pour les reines, comme nous l'avons déjà constaté chez *Vespa media*.

5° Il n'existe pas d'hiatus entre la forme femelle reine et la forme femelle ouvrière. On passe graduellement de l'une à l'autre par des intermédiaires. Ces intermédiaires se trouvent, au moins en majeure partie, dans le gâteau à petites cellules (G. 4) qui est immédiatement superposé aux gâteaux à grandes cellules. Ce même gâteau à position frontière contient aussi des reines franches et des ouvrières franches.

6° Ces conclusions ne peuvent être considérées comme générales, à cause du petit nombre de nids de *Vespa crabro* que nous avons observés.

INDEX SOMMAIRE.

ÉTUDE

SUR LA

BIOLOGIE DU CŒUR DES POISSONS OSSEUX

PAR

JORGEN THESEN
Médecin-major dans l'armée norvégienne.

On n'a jamais beaucoup étudié ni la biologie ni la physiologie du cœur du Poisson, bien qu'il semble que ce cœur doive intéresser même un observateur superficiel, aussi bien par ses rapports anatomiques très simples (ce cœur n'ayant qu'une oreillette et un ventricule) qu'à cause des conditions particulières du genre de vie des Poissons. J'espère que cette étude offrira quelque intérêt; elle a été faite en partie au laboratoire pharmacologique de l'Université de Christiania, et en partie à « l'établissement biologique » de Dröbak, où l'on a eu la complaisance de me permettre de travailler.

ANATOMIE.

Je ne veux donner qu'une esquisse succincte de l'anatomie du cœur des Poissons osseux et exposer simplement ce qui est nécessaire pour en comprendre la physiologie.

Les anciens anatomistes (Monroe jeune [1], Kœlreuter [2], Vicq d'Azyr [3], etc.) avaient déjà décrit assez exactement l'anatomie macroscopique du cœur des différents Poissons; Cuvier et Valenciennes [4]

[1] *Anat. and Physiologie of Fishes.*
[2] *Nov. Comm. petrop.*, t. XVI.
[3] *Mém. des sav. étr.*, t. VII.
[4] *Histoire des Poissons*, t. I, Paris, 1828.

en ont fait une description tout à fait classique, et c'est à celle-là que je me tiendrai essentiellement.

Le *cœur des Poissons osseux* est placé sous l'œsophage, au-dessus de l'arc scapulaire ; derrière, il est séparé du foie par un diaphragme et, en avant, il est limité par le pharynx. La cavité péricardique, chez la plupart des Poissons (par exemple, la Morue), est très large et tapissée par un péricarde facile à isoler. Chez quelques-uns (par exemple, chez l'Anguille), la cavité péricardique est juste assez grande pour loger le cœur ; le feuillet pariétal du péricarde est placé tout près du feuillet viscéral et y est fixé par des adhérences. Du côté du sinus artériel et de l'aorte, le péricarde est toujours très solidement attaché aux organes environnants ; de plus, il est fortement épaissi.

L'oreillette, le ventricule et le sinus artériel sont placés dans la cavité du péricarde (le sinus veineux est, chez les Poissons, placé dans le foie, comme déjà Cuvier[1] l'avait fait remarquer ; il n'a point de muscles et point de pulsations et ne sera plus mentionné ici). Cuvier dit encore que le cœur du Poisson est bien petit, comparé à la grandeur de l'animal, et qu'il ne grandit pas proportionnellement avec lui. Et il a sans nul doute raison.

L'*oreillette* est placée de telle façon qu'elle a, derrière elle, le diaphragme et, devant elle, la moitié inférieure du ventricule, dont elle occupe tantôt le côté gauche et tantôt le côté droit, suivant les différents individus ; c'est un sac, dont la forme et la grandeur varient beaucoup. Quand l'oreillette est dilatée, elle est plus grande que le ventricule ; mais, quand elle est vide, c'est à peine si elle en a la demi-grandeur. La forme en est très différente chez les différents Poissons ; souvent même (ce qui est « très bizarre » pour Cuvier), elle possède des auricules. La base de l'oreillette est tournée vers le diaphragme, au milieu duquel se trouve l'ouverture du sinus veineux. Dans cet orifice il y a deux valvules, très minces, membraneuses, mais tout à fait suffisantes.

[1] *Loc. cit.*

Les parois de l'oreillette sont très minces et formées de fibres musculaires, qui s'entre-croisent tellement, qu'il est impossible d'en distinguer les différentes couches. Entre les faisceaux musculaires, il y a un tissu conjonctif assez abondant. Intérieurement, la paroi est tapissée d'assez nombreuses papilles et trabécules musculaires. La communication entre l'oreillette et le ventricule se fait par le moyen d'une veine très courte et mince, qui va du centre de la paroi latérale de l'oreillette jusqu'à la face latérale du ventricule, un peu au-dessous de son milieu ; du côté du ventricule, cette veine est fermée par deux valvules. Cette veine n'a point de fibres musculaires ; elle est seulement formée de tissu conjonctif. Il n'existe pas non plus de fibres musculaires unissant l'oreillette et le ventricule.

Le *ventricule* est, en général, assez régulièrement prismatique, ou bien, chez quelques Poissons (par exemple, l'Anguille), il est tétragone. Le sinus artériel a, comme il a déjà été dit, généralement sa source au milieu de la face antérieure. Le ventricule est très dilatable, mais pas autant que l'oreillette ; tout à fait dilaté, il est à peu près une fois et demie plus grand que lorsqu'il est vide. La paroi du ventricule se compose de deux couches, très distinctes, dont l'externe, outre l'endothélium péricardique, est encore composée de tissu conjonctif, renfermant des nerfs, des vaisseaux sanguins et des fibres musculaires ; la couche interne forme la véritable musculature.

I. Dans la couche externe, en dessous de l'endothélium, se trouve un feuillet conjonctif très épais, renfermant un grand nombre de vaisseaux lymphatiques. Cette couche est (chez les Ganoïdes) représentée par un appareil glandulaire lymphatique, que les anatomistes regardent comme le représentant phylogénique du thymus. C'est dans ce tissu conjonctif que courent les vaisseaux et nerfs du ventricule. Au-dessous de ce tissu conjonctif se trouve une couche musculaire très mince, mais très distincte, que Kazem Beck et Dagiel [1]

[1] *Beiträge zur Kenntniss der Struktur und der Funktion des Herzens de Knochenfische. Tratz. f. Wissensch. Zoologie*, 1882.

séparent en une couche longitudinale et une couche transversale. Dœllinger[1] indique qu'il existe une cavité entre ces deux couches, mais Rattke[2] le contredit et prétend que ce que Dœllinger a observé n'est qu'un phénomène *post mortem*. Ceci fut l'opinion générale jusqu'au jour où, parmi les savants plus modernes, Kazem Beck et Dagiel[3] reprirent l'opinion de Dœllinger. La question ne peut être considérée comme résolue à la satisfaction générale ; cependant, ce qui va suivre peut être regardé comme sûr : il y a un sac endothélial complet, qui tapisse la paroi intérieure de la couche externe et la paroi extérieure de la couche interne.

Il n'existe point de fibres musculaires entre ces deux couches, mais des vaisseaux et des nerfs. En regardant un Poisson mort depuis quelques heures, on peut généralement remarquer qu'il est entré de l'air dans la cavité qui vient d'être mentionnée ; on peut même facilement, au moyen d'une seringue de Pravaz, la remplir d'air ou d'un liquide quelconque, sans que rien ne pénètre dans la véritable cavité du ventricule.

II. La couche interne forme la véritable paroi du ventricule et se compose d'un solide tissu de fibres musculaires entre-croisées, dont il est impossible de distinguer les différentes couches. Intérieurement, elle est tapissée d'une grande quantité de trabécules et de papilles.

Le sinus artériel est placé au-dessous du pharynx ; sa forme est tétragone avec quatre faces d'égale grandeur ou bien conique. Chez la plupart des Poissons, il est tétragone, très développé et nettement limité. Sa base aboutit à la face antérieure du ventricule et ses trois faces latérales peuvent être regardées comme la continuation des faces latérales du ventricule prismatique. Quand le sinus est cylindrique, ses parois sont moins épaisses et il peut être regardé comme une continuation de l'aorte. La communication

[1] *Ueber den eigentlichen Bau der Fischherzens. Wettrauer Annalen*, 1811.
[2] *Ueber die Herzkammer der Fishe. Meckels Arch. f. Physiologie*, 1826.
[3] *Loc. cit.*

avec le ventricule se fait au moyen d'une très courte veine munie de trois valvules très fortes et tout à fait suffisantes. A la limite du péricarde, le sinus débouche dans l'aorte, qui, à cet endroit, est très mince et sans valvules. Les parois du sinus artériel sont formées d'un tissu conjonctif très fort et très élastique. La paroi extérieure est tout à fait lisse, sans papilles ; seulement, quand le sinus est vide, on y observe des plis longitudinaux.

La nutrition du cœur se fait par une artère coronaire qui vient de la seconde veine branchiale, longe l'aorte et se sépare au-dessus du sinus artériel en deux branches qui descendent des deux côtés du ventricule, auquel elles fournissent de riches ramifications, dont quelques-unes vont se perdre dans l'oreillette qui paraît, en grande partie, dépourvue de vaisseaux.

Les nerfs du cœur des Poissons ont été décrits assez exactement par Vignal[1], Kasem Beck[2] et par Heymans et Demoor[3]. Deux rameaux viennent du vague et du plexus brachial. Les rameaux du vague viennent embrasser le sinus artériel à la limite du péricarde ; bientôt après ils se séparent et courent autour du sinus, se rapprochent ensuite à la limite du ventricule et pénètrent dans les parois de ce dernier, où ils s'anastomosent tellement avec les rameaux provenant du plexus brachial, qu'on ne peut plus les distinguer. Les rameaux provenant du plexus brachial traversent le diaphragme et forment un ganglion à la limite de l'oreillette, où ils se dispersent pour se rencontrer de nouveau dans un ganglion situé à la limite du ventricule, qu'ils enlacent et où ils rencontrent les rameaux provenant du vague. Tous les savants disent qu'il existe des fibres nerveuses partout dans le cœur du poisson, dans l'oreillette comme dans le ventricule, et qu'on peut les suivre jusque dans les trabécules et dans l'endocarde. J'en ai moi-même obtenu de très

[1] *Appareil ganglionnaire du cœur des Vertébrés.* Travaux de l'année 1881, publiés par L. Ranvier.

[2] *Loc. cit.*

[3] *Étude de l'innervation du cœur des Vertébrés.* Mémoires couronnés par l'Académie royale de Belgique.

jolies préparations en employant la méthode du docteur Bethe[1] (acide molybdique et bleu de méthylène). Pour ce qui est des cellules nerveuses, les savants reconnaissent les deux ganglions mentionnés plus haut, mais tandis que Vignal[2] prétend en avoir trouvé dans tout le ventricule, Kasem Beck[3] maintient qu'il n'en existe que dans les ganglions déjà mentionnés, à la limite de l'oreillette. Dans les préparations faites d'après la méthode de Golgi, appelée *Schnell methode*, on voit facilement que c'est l'opinion de Vignal qui est juste. On doit prendre le cœur d'un petit Poisson et injecter les liquides (la solution d'acide osmo-chromique ou de nitrate d'argent) dans l'oreillette aussi bien que dans le ventricule ; ensuite on verra toujours dans une préparation réussie des cellules ganglionnaires dispersées partout dans l'oreillette et dans le ventricule. La place du ganglion ventriculaire varie un peu selon les différents poissons : par exemple, chez l'Anguille il est logé plus profondément que chez d'autres Poissons.

PHYSIOLOGIE.

Aristote déjà avait observé que le cœur du Poisson continue à battre longtemps après qu'il est ôté de l'animal, et Descartes observa, en 1614, que l'échauffement faisait battre plus vite le cœur de l'Anguille. W. Clift[4] étudia l'influence du système nerveux central sur le cœur et fit ses expériences de la manière suivante : après avoir mis le cœur à nu et compté les pulsations, il détruisit la moelle spinale, voire même le cerveau, après quoi il lâcha le poisson dans un aquarium ou le mit dans un linge mouillé. Il observa que le cœur continuait à battre encore huit heures et demie chez les animaux qui étaient dans le linge, tandis qu'il cessait de battre beaucoup plus tôt chez ceux qui étaient dans l'aquarium, et chez

[1] *Arch. f. Microscop. Anat.*, Bd. XLIV, p. 579.
[2] *Loc. cit.*
[3] *Loc. cit.*
[4] *Phil. transact.*, London, 1815.

lesquels l'eau entrait dans la cavité péricardique. Pour ce qui est de l'influence du système nerveux central, il trouva que l'isolement du cerveau restait sans effet, tandis que la destruction de la moelle spinale produisait des pulsations plus lentes. Les chiffres sont cependant très petits, et l'expérience assez grossièrement faite, de sorte qu'il paraît que le ralentissement des pulsations dépend d'une irritation du nerf vague. C. Hoffmann donne une description du mode de contractions du cœur, mais attribue faussement une pulsation indépendante au sinus artériel. Ayant sectionné les rameaux pharyngiens aussi bien que les rameaux œsophagiens, il trouva une augmentation de fréquence des pulsations, et un arrêt du cœur après avoir fait une incision à la limite de l'oreillette et du ventricule. C.-H. Hildebrandt[1] a très exactement étudié l'irritabilité des fibres musculaires chez les différents animaux à sang froid, entre autres aussi chez l'Anguille, et il n'a pas trouvé que ce cœur, sous ce dernier rapport, diffère des cœurs déjà étudiés, par exemple de celui de la Grenouille. En fait de travaux modernes sur la physiologie du cœur du Poisson, il n'existe que ceux de Vignal et de Kasem Beck et Dagiel, dont j'ai parlé plusieurs fois et qui seront mentionnés plus loin. Ils ont tous eu le grand défaut de n'avoir pas su entretenir la respiration de l'animal sur lequel ils opéraient. Toutes les expériences sont faites ou sur un animal mourant ou sur un cœur isolé.

Pour éviter cela, on peut faire son expérience de la manière suivante : on place l'animal le ventre en haut et on l'attache, à l'aide de quelques pointes de fer, à une plaque de liège placée dans un bassin de zinc muni d'orifices d'écoulement. D'un vase élevé descend un tube de caoutchouc, en forme de T, jusqu'aux ouvertures des ouïes ; ainsi quand le vase sera rempli d'eau fraîche et aérée, les ouïes pourront être arrosées continuellement. Pour que, par suite des mouvements de respiration, l'eau n'entre pas dans la bles-

[1] *Nord. Med. Arch.*, 1877.

sure, on fera bien de boucher les ouvertures des ouïes avec un peu d'ouate. Ainsi, grâce à ce courant continuel d'eau fraîche arrivant aux ouïes, l'animal pourra respirer normalement beaucoup plus longtemps. Il est facile de constater que la pulsation devient lente et irrégulière dès que l'eau n'arrose plus les ouïes et qu'elle redevient normale dès que l'eau réapparaît. Pour empêcher la peau de l'animal de se sécher pendant l'opération, on peut l'envelopper dans de l'ouate mouillée ou dans du papier à filtrer, mais cela ne semble pas être très utile; le travail du cœur se fait bien sans cela. Cependant, il vaut mieux arroser la peau d'eau salée de temps en temps, pendant des expériences de longue durée.

Les Morues de 30 centimètres de longueur conviennent parfaitement comme animal d'expérience; elles sont très vivaces et agréables à travailler; ici, l'on peut en acheter des vivantes toute l'année. D'autres Poissons, tels que : *Crenilabrus rupestris* (la Merluche), *Zoacæus viviparus* (la Lotte), *Cottus scorpius* (le Chabot-Cotte), *Trigla gurnardus* (la Trigle), et l'Anguille, peuvent être employés; l'Anguille qui a été à ma disposition était un *Conger conger* (Anguille de mer), pris à une assez grande profondeur et qui, par suite, est morte très vite; elle ne s'est pas montrée très favorable à mes expériences. Parmi les poissons d'eau douce, on peut employer le Carassin commun (*Carassius vulgaris*).

Il est très facile de mettre le cœur à nu, quand on a un peu d'expérience. On fait une incision rectiligne à travers l'arc scapulaire et on l'élargit ensuite à l'aide de ciseaux, en avant et en arrière, dans la mesure nécessaire. Il faut prendre bien garde à l'hémorragie et avoir toujours une pointe de fer rougie à sa disposition. Pour enlever le péricarde, on fera bien d'employer de fines pinces à crochets et de le trancher avec de fins ciseaux. Pendant qu'on désire observer le cœur, on maintient la plaie ouverte avec de petites pinces anatomiques; mais, entre les observations, on fera mieux de la refermer pour éviter la dessiccation. La première chose qui saute aux yeux, quand on observe l'animal ainsi opéré, c'est que la pulsation

et la respiration sont de même fréquence. Il y a un mouvement de respiration dans chaque pause du cœur. Ceci est un phénomène qui n'a été mentionné par aucun auteur, mais que j'ai constaté chez toutes les espèces que j'ai examinées ; et ces rapports continuent jusqu'à ce que l'animal meure. Cependant les Poissons, comme tous les autres vertébrés, ont la faculté de changer eux-mêmes la fréquence de leur respiration. Quand ils font un mouvement, ou quand ils sentent une forte douleur, les mouvements de leur respiration deviennent irréguliers ; cependant, cette irrégularité n'agit pas sur le cœur, qui continue à travailler régulièrement. Dès que le Poisson redevient tranquille, les anciens rapports recommencent : un mouvement de respiration pour chaque battement du cœur. J'ai souvent remarqué que les Morues qui avaient été quelque temps dans un aquarium ou dans un réservoir n'avaient point de pulsation. Avant l'opération[1], les animaux nageaient en bonne santé, et même après l'opération, la respiration était en apparence normale, ainsi que les battements du cœur, mais les contractions du ventricule étaient si faibles, qu'elles ne pouvaient pousser le sang dans le sinus artériel qui, pendant tout ce temps, était dans un état de contraction extrême. Il en est ainsi jusqu'à ce qu'ils meurent, ce qui peut arriver environ une demi-heure après l'opération ; mais, en général, ils meurent au bout d'un quart d'heure, dans de fortes convulsions, et le cœur s'arrête ensuite assez subitement. Il m'a été impossible de réussir à rétablir, chez ces animaux, les conditions normales de vie. Quand on coupe l'aorte, le sinus artériel se remplit de sang, la respiration revient et l'animal succombe peu de temps après à une hémorragie ; de sorte qu'il semble que le manque de pulsations provienne d'un obstacle ou d'une entrave dans les organes de la respiration. Un phénomène semblable, chez la Raie, a été décrit par Vignal[1]. S'il est un peu asphyxique, le cœur s'arrête tout à fait, le sang, dit-il, ne pouvant

[1] *Loc. cit.*

pas se vider à travers l'aorte ; mais si l'on coupe l'aorte, le travail du cœur recommence.

Les contractions de *l'oreillette* sont très fréquentes dans les conditions normales, et elle se vide promptement et complètement dans le ventricule. Dans un cœur mourant ou dont les mouvements sont ralentis, on voit que les contractions commencent à la fois aux deux bouts de l'oreillette et avancent vers l'ouverture du ventricule.

Les systoles du *ventricule* sont aussi très rapides et viennent immédiatement après que celui-ci a été rempli par l'oreillette ; généralement, on peut voir que l'ondulation se transporte de l'extrémité abdominale vers le sinus artériel, et, quand la pulsation est plus lente, on peut même l'observer très distinctement. On voit aussi une ondulation commencer à chacun des angles, se rassembler et se transporter alors en avant. Le ventricule ne se contracte pas seulement, il se raccourcit ; ce qui fait que tout le cœur avance un peu, le sillon péricardique situé près de l'aorte étant le seul endroit où il soit fortement attaché aux organes environnants. Après les systoles, le ventricule se détend et reste ainsi jusqu'à sa prochaine contraction.

Par les systoles du ventricule, le sang est poussé dans le sinus artériel, ce qui dilate celui-ci considérablement, le sang ne pouvant pas entrer directement dans l'aorte ; mais, pendant les diastoles du ventricule, une contraction lente et régulière commence dans les fibres élastiques du sinus artériel, et c'est ce mouvement qui produit des ondulations dans l'aorte. Cette contraction dure plus longtemps que celles du ventricule et de l'oreillette réunies, en sorte qu'à la prochaine contraction du ventricule, le sinus n'est, en général, pas même encore arrivé à son attitude de repos et ne s'est pas complètement vidé. Cependant, il se dilate alors de nouveau et se remplit. Il est naturel que cette contraction d'un organe dépourvu de muscles soit tout à fait passive ; elle se fait à la fois dans toutes les fibres de l'organe ; mais la condition absolument nécessaire à son existence

est que le ventricule le remplisse de sang; si cela se produit, les contractions du sinus ne tardent jamais à se montrer. Ce mouvement paraît si remarquable, qu'un savant même comme C. Hoffmann a cru que le sinus était un organe à pulsation active. Dans la disposition de l'expérience que je viens de mentionner, le travail du cœur a continué à être normal, pendant à peu près une heure. Pendant ce temps, les contractions ont été complètement régulières, égales et vigoureuses, et la pulsation bonne. Ensuite, les contractions ont commencé à devenir plus faibles et la pulsation plus petite, tandis que la fréquence est encore restée la même pendant quelque temps, environ quinze minutes, après lesquelles elle a aussi diminué. Il commence alors à se passer tant de temps entre chaque contraction du ventricule, que le sinus artériel se vide complètement et reste en repos dans les intervalles où il se remplit.

Quelque temps après (dix à vingt minutes), les contractions du ventricule deviennent si faibles, qu'elles ne peuvent plus soutenir la résistance du sinus et y pousser le sang, en sorte que la pulsation cesse complètement. Souvent l'animal peut continuer à vivre et à faire des mouvements de respiration longtemps après que la pulsation a cessé ; mais, en général, il meurt peu de temps après dans des spasmes fibrillaires. Quelque temps après que la pulsation a cessé, les contractions du cœur se multiplient et augmentent jusqu'à la fréquence normale, même quelquefois davantage ; ensuite, la fréquence continue à diminuer jusqu'à la cessation. Les contractions du ventricule deviennent irrégulières, et l'oreillette commence à battre dans un rythme particulier et à faire plusieurs battements pour chaque contraction du ventricule. Enfin, le ventricule s'arrête tout à fait, tandis que l'oreillette peut travailler encore assez longtemps, jusqu'à ce qu'elle s'arrête aussi peu à peu. Si l'on irrite (mécaniquement ou électriquement) le ventricule ou l'oreillette, on peut produire, chez tous deux, une courte série de battements, longtemps après que les contractions spontanées ont cessé. Cepen-

dant, à la fin, il n'y a que l'oreillette qui réagisse, et seulement par des coups saccadés.

Qu'il me soit permis de faire part de quelques observations normales, notées dans mon relevé d'expériences.

Expérience n° 38. 14 mars 1893. — Carrassin (*Carassius*), 15 centimètres de longueur. Température de l'eau, 16° C. ; température de l'air, 18° C.

6 h. 35 après-midi. Respiration artificielle. Mise à nu du cœur.

6 h. 45. — 38 contractions du cœur par minute, vigoureuses, régulières, égales. Le sinus artériel ne se vide pas au maximum. Respiration et pulsation de même fréquence.

6 h. 46. — 38 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 50. — 40 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 54. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 00. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 05. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 10. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 18. — 36 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 25. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 33. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 45. — 36 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 50. — 36 contractions du cœur. Invariables. Les conditions toujours invariablement les mêmes ; mais j'ai dû interrompre l'expérience.

Expérience n° 1. 26 janvier 1893. — Morue (*Gadus morrhua*), 30 centimètres de longueur. Température de l'eau, 9° C. ; température de l'air, 18° C.

9 h. 20 matin. — Respiration artificielle. Mise à nu du cœur.

9 h. 30. — 10 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales. Respiration et pulsation de même fréquence.

9 h. 31. — 40 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 41. — 30 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 45. — 36 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 50. — 34 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 55. — 30 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 00. — 38 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 11. — 34 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 12. — 36 contractions ; un peu irrégulières.

10 h. 30. — 32 contractions ; toujours irrégulières.

10 h. 40. — 24 contractions ; assez irrégulières et considérablement

plus faibles. Respiration et pulsation de même fréquence. (J'ai dû interrompre l'observation jusqu'à midi et demi.)

Midi 30. — Animal mort. Point de pulsation. Sinus artériel vide et pâle. Environ 50 contractions irrégulières et inégales dans le ventricule et dans l'oreillette.

1 h. 10. — De temps en temps, de courtes séries de battements spontanés dans le ventricule. Contractions de l'oreillette irrégulières, souvent avec de longs intervalles.

1 h. 40. — Le ventricule réagit encore quand on l'irrite. Encore des battements irréguliers et faibles dans l'oreillette.

2 h. — L'oreillette réagit encore quand on l'irrite.

Expérience n° 23. 15 mai 1895. — Morue d'environ 30 centimètres de longueur. Température de l'eau, 8° C.; température de l'air, 18° C.

9 h. matin. — Respiration artificielle. Mise à nu du cœur.

9 h. 12. — 32 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales. Le sinus artériel ne se vide pas au maximum. Respiration et pulsation de même fréquence.

9 h. 13. — 30 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 14. — 32 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 17. — 32 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 20. — 30 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 22. — 28 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 24. — 26 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 28. — 28 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 33. — 26 contractions du cœur. Invariables. Le sinus artériel se vide complètement entre chaque battement du cœur. De temps en temps, 2 respirations pour chaque pulsation.

9 h. 36. — 24 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 38. — 26 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 41. — 34 contractions inégales, irrégulières. Respiration toujours régulière.

9 h. 44. — 22 contractions, irrégulières, inégales.

9 h. 49. — 20 contractions, irrégulières, inégales.

9 h. 50. — 20 contractions, irrégulières, inégales.

9 h. 52. — 22 contractions, irrégulières, inégales.

9 h. 56. — 20 contractions, irrégulières, inégales.

10 h. 02. — 22 contractions, irrégulières, inégales.

10 h. 04. — Respiration régulière : 32.

10 h. 08. — 20 contractions, irrégulières, inégales. Ondulation du sang, faible.

10 h. 14. — 14 contractions, irrégulières, inégales.

10 h. 16. — 10 contractions, irrégulières inégales. Respiration régulière : 28.

10 h. 18. — Le ventricule et l'oreillette font 20 contractions par minute, mais elles sont trop faibles pour remplir le sinus artériel ; en conséquence, il n'y a point d'ondulation pulsatile.

10 h. 21. — Le ventricule et l'oreillette font 20 contractions.

10 h. 24. — Le ventricule et l'oreillette font 22 contractions.

10 h. 30. — Le ventricule et l'oreillette font 30 contractions.

10 h. 34. — Le ventricule et l'oreillette font 22 contractions. Respiration régulière : 28.

10 h. 38. — Le ventricule et l'oreillette font 18 contractions.

Dans la première expérience citée (n° 38), le nombre des battements du cœur variait, pendant tout le temps de l'observation (1 h. 52), seulement de 40 à 30 par minute, et elles continuaient à être régulières, vigoureuses et égales. La respiration et la pulsation étaient, tout le temps, de la même fréquence. Dans la seconde expérience (n° 1), il y eut une petite irritation causée par l'opération, de sorte que les premières énumérations ont montré un plus grand nombre de contractions du cœur que d'habitude ; mais bientôt il est descendu jusqu'au nombre normal et s'y est ensuite tenu invariable cinquante minutes après l'opération. Alors les contractions ont commencé à devenir plus faibles et plus irrégulières, et, au bout de quinze minutes, il n'y en avait que 26. A ce moment, je dus m'en aller et, à mon retour (1 h. 50 après), j'ai trouvé l'animal mort, sans respiration et sans pulsation ; le sinus artériel était vide ; mais j'ai trouvé environ 50 contractions dans l'oreillette et dans le ventricule. Au bout de quarante minutes encore, j'ai noté que l'oreillette et le ventricule ne travaillaient plus dans le même rythme ; dix minutes après, le ventricule ne se contractait plus, tandis que l'oreillette continuait à travailler ; encore quarante minutes après, j'ai vu de faibles contractions dans l'oreillette. Dans la troisième expérience citée (n° 23), les rapports étaient tout à fait les mêmes que ceux dont je viens de parler, sauf que, dans cette expérience, la respiration resta régulière, après que le cœur eut commencé à faiblir et à battre irrégulièrement. La respiration resta, en apparence, régu-

lière, même quand, depuis longtemps, il n'y avait plus de pulsations.

L'influence de la température sur le cœur du Poisson a déjà été démontrée par Descartes (1614), et tous les savants modernes ont appelé l'attention sur ce sujet. Ainsi, Vignal[1] a pu arrêter le cœur d'un Poisson cartilagineux au moyen du refroidissement, et il lui a fait reprendre ses battements au moyen d'une surélévation de température.

Dans l'expérience mentionnée plus haut, on a constaté que la fréquence des pulsations dépend directement de la température de l'eau, dont on arrose les ouïes. Si cette température est de 9 degrés centigrades, comme dans la seconde expérience notée ci-dessus, la fréquence des pulsations, chez la Morue, ne variera pas au-dessus de 30 à 36 battements ; à 12 degrés centigrades, on en trouvera 40, enfin, à 16 degrés centigrades, 48 à 52 à la minute.

La température de l'air ne semble pas avoir d'influence ; il ne se produit pas non plus de changement évident, quand on arrose les ouïes et la plaie avec de l'eau à une autre température. La grandeur de l'animal n'a point d'importance. Ce qui est caractéristique, c'est que le cœur du Carassin paraît être bien moins susceptible aux changements de température que celui de la Morue. Le Carassin est aussi, par suite de sa manière de vivre, exposé à de bien plus grands changements de température que les animaux marins. Puisque la pulsation et la respiration sont de même fréquence, il sera facile de constater si la pulsation trouvée sur la table d'opération est vraiment juste, et cela en comptant les respirations d'un Poisson nageant librement dans un aquarium. Sur à peu près quarante numérations faites chez différentes Morues, dans un grand aquarium de l'établissement biologique de Dröbak, dans de l'eau à 16 degrés centigrades, il n'y en avait point qui variaient au-dessus de 48 à 53. On observera toujours que les Poissons qui se trouvent bien dans un aquarium respirent conformément à cette moyenne.

[1] *Loc. cit.*

Section et irritation des nerfs du cœur. — Si l'on irrite, avec un courant d'induction, le nerf vague, n'importe à quel endroit, depuis son origine jusqu'à son entrée dans le sinus artériel, il y aura une pose dans les diastoles. Si le courant est très faible, il y aura des pulsations lentes. Si l'on sectionne un des nerfs vagues, le cœur travaillera tout de suite beaucoup plus rapidement ; par exemple, le nombre des pulsations augmentera de 34 à 50 ou 60. Cependant, quelques minutes après, leur nombre diminuera jusqu'à 40 à 45. Si l'on coupe le second nerf vague, le nombre des pulsations augmente de nouveau, et cette fois encore plus (jusqu'à 70) que lorsqu'un seul nerf a été coupé. En faisant une série d'expériences, on verra que l'influence du nerf vague gauche est plus grande que celle du droit. En coupant d'abord le nerf vague gauche, l'augmentation sera plus grande et elle ne diminuera que peu. En coupant les deux nerfs vagues à la fois, il y aura tout de suite un travail du cœur aussi rapide qu'il peut l'être chez les Poissons, à savoir 75 à 85 battements par minute. Mais, comme le cœur n'est évidemment pas organisé pour supporter une action aussi rapide, les contractions deviennent faibles et les pulsations petites, et, au bout de quelque temps, les systoles du ventricule deviennent si faibles, que le sinus artériel, ne pouvant plus se remplir, ne peut plus produire de pulsations. Le ventricule et l'oreillette continuent à battre dans le même rythme accéléré, longtemps après la mort de l'animal, sans que survienne une lenteur passagère ou une suspension des battements du cœur comme c'est généralement le cas, quand cesse la respiration. Seulement, quand le cœur se meurt, le rythme devient, en général, plus lent et plus irrégulier. Ainsi, on peut supposer que la lenteur passagère qui se produit quand le mélange du sang est devenu nuisible dépend d'une irritation du nerf vague, et que l'accélération qui suit dépend d'une paralysie du même nerf. Les rapports sont les mêmes chez d'autres animaux. Kasem Beck[1] a observé une accélération

[1] *Loc. cit.*

des pulsations, causée par une irritation du rameau cardiaque, dans la partie qui s'étend du diaphragme au sinus veineux. Ceci n'a pas été constaté dans mon expérience. Malgré bien des tentatives, je n'ai pu observer d'influence sur le rythme du cœur par l'irritation ou la paralysie (section) de ce nerf.

En faisant une ligature sur le sinus veineux, il ne se produit point de changement dans le rythme du cœur. C'est aussi ce à quoi l'on pouvait s'attendre, puisque les nerfs qu'on rencontre ici sont sans influence. Kasem Beck [1] a obtenu un arrêt dans les battements du cœur en employant cette ligature ; mais cela ne m'est jamais arrivé au cours de mes expériences, cependant fort nombreuses. Par contre, on peut obtenir, de temps en temps, une suspension des battements du cœur, quand la ligature vient à serrer une partie de l'oreillette, car, alors, il y a influence sur les ganglions qui y sont logés. Cependant, même dans ce cas, le cœur reprendra ses mouvements au bout de quelque temps, et il continuera à battre avec une rapidité normale.

Si la ligature est faite sur l'oreillette de manière à ce que le ganglion tout entier soit dans la partie abdominale, les deux parties continueront à battre, mais la partie abdominale battra plus vite, tandis que la partie tournée vers le ventricule gardera la fréquence de ce dernier. En faisant une seconde ligature encore, à la limite de l'oreillette et du ventricule, sans que le ganglion ventriculaire y soit intéressé, la partie de l'oreillette qui est tournée vers le ventricule augmentera de fréquence. L'oreillette isolée se comporte comme si l'on avait seulement fait une ligature à sa limite ventriculaire; en faisant une incision en zig-zag, l'oreillette se comporte exactement comme l'indique M. Engelmann à propos du cœur de la Grenouille. Même en coupant l'oreillette en petits morceaux, chaque partie continuera à battre, pourvu qu'aucune des parties ne soit plus petite que quelques millimètres carrés ou que la section

[1] *Loc. cit.*

ne touche pas le ganglion. Dans ce dernier cas, les parties qui contiennent le ganglion s'arrêteront et ne reprendront leurs mouvements qu'au bout de quelque temps. Déjà C. Hoffmann avait obtenu une suspension des battements du cœur en passant une ligature à la limite de l'oreillette et du ventricule; mais Vignal a prouvé que cela n'arrive que si la ligature est faite si près du ventricule que le ganglion soit atteint; et même alors, cette suspension n'est que de courte durée. Si, au contraire, cette ligature est faite de façon à épargner le ganglion, l'oreillette et le ventricule continueront à battre, mais chacun dans son rythme, les contractions de l'oreillette étant devenues bien plus fréquentes que celles du ventricule, qui ont gardé leur fréquence habituelle.

Le fait que la suspension de l'action du cœur, à la suite d'une ligature à la limite de l'oreillette et du ventricule, dépend vraiment de l'influence du ganglion ventriculaire, peut être observé très clairement sur le cœur de l'Anguille, dont le ganglion ventriculaire est logé bien plus profondément dans le ventricule que chez les autres Poissons. C'est pourquoi il faut que la ligature serre une bonne partie du ventricule, si l'on veut qu'elle produise une suspension de l'action du cœur. Comme il a déjà été dit, un ventricule où a été faite une ligature à la limite de l'oreillette sans toucher le ganglion ventriculaire, travaille avec une rapidité normale. Si, tout de suite après que la ligature a été faite et avant que le manque de pulsations ait produit un ralentissement, on vient à couper l'un des nerfs vagues, ou même tous les deux, il y aura immédiatement une plus grande fréquence du cœur. Ceci prouve clairement que le ventricule des Poissons osseux a un centre de mouvements automatiques qui lui est propre, tandis que le ventricule, par exemple, de la Grenouille ne peut travailler isolé de l'oreillette que lorsqu'il est irrité mécaniquement. Kasem Beck et Dagiel indiquent que le ventricule, après une incision à la limite de l'oreillette et du ventricule, travaille avec une beaucoup plus grande fréquence (jusqu'à 96 battements par minute). Cependant, on ne voit ceci se produire que

sur un cœur isolé, quand (après ou pendant l'incision) on l'expose à une violente irritation mécanique, et, même alors, ce phénomène ne dure que très peu de temps, à peine une minute.

Kasem Beck a coupé le ventricule en deux parties d'égale grandeur et il les a vues toutes deux avoir des pulsations, la partie supérieure 12 à 18 et la partie inférieure 30 battements par minute, mais les contractions n'ont duré que peu de temps, dit-il. Si l'une des parties était plus petite qu'un tiers du ventricule, il ne l'a pas vue avoir de pulsations. J'ai pu constater cette observation en ce qui concerne le cœur de l'Anguille, tandis que chez les autres cœurs de Poissons que j'ai examinés, une incision ou une ligature a produit un arrêt complet dans les deux moitiés, et ce n'est qu'à l'aide d'une irritation que j'ai pu obtenir des séries de battements. Si la ligature est faite sur le ventricule pendant que celui-ci est encore attaché à l'oreillette, la partie tournée vers celle-ci continuera à se contracter dans le même rythme que l'oreillette, en supposant que le ganglion ventriculaire ne soit pas touché par la ligature. Une ligature ou une incision à la limite du ventricule et du sinus artériel produit le même effet qu'une section du nerf vague. Le cœur continue à travailler avec la même rapidité, comme si le nerf vague était sectionné des deux côtés. Ceci est un phénomène constant; c'est pourquoi cela paraît étrange quand Kasem Beck et Dagiel indiquent que cette ligature produit une suspension de l'action du cœur. Fait-on une ligature sur les parois épaisses du sinus artériel, le *nerfen Leitung* peut être conservé, même si la circulation du sang est arrêtée, et il n'y aura aucun changement dans la fréquence du cœur, avant que le manque de pulsations produise une paralysie du vague. Si l'on serre la ligature fortement ou si l'on coupe le sinus, il y aura tout de suite une paralysie du vague.

Le sinus artériel se montre dans toutes les expériences de ligature comme un organe passif. Si le ventricule pousse le sang dans le sinus artériel, celui-ci le pousse plus loin si le passage dans l'aorte est libre. Si l'aorte est fermée, le sinus se dilate jusqu'à ce

que la pression intérieure soit trop forte pour que le ventricule puisse le remplir davantage; alors il reste immobile. Fait-on un trou dans le sinus artériel, le sang sera poussé directement à travers le ventricule par systoles, et il n'y aura point de dilatation du sinus artériel. Il en sera exactement ainsi si l'on fait un trou sur le ventricule même; le sang sera poussé dehors à travers l'ouverture et non dans le sinus artériel, qui restera tranquille.

Il est très facile de placer dans l'appareil de William le cœur d'un Poisson osseux ; seulement, les valvules de l'aorte sont très fermes et un peu difficiles à rompre. Dès que le cœur est placé, il commence à travailler très énergiquement, et un vigoureux jet de sang monte dans le verre à chaque systole. Mais, dans les diastoles, le ventricule se remplit bien au delà de la normale. Il se remplit tellement, qu'il devient comme une mince bulle tendue, même si l'on descend les verres autant que l'appareil le permet, car la pression est pourtant plus grande que dans les conditions normales. Les systoles du ventricule auront un beaucoup plus grand travail à faire, et par conséquent il se fatigue et puis s'arrête quelques minutes après (environ cinq minutes). Cependant, à l'aide d'irritation, on peut encore obtenir de courtes séries de contractions; mais bientôt les plus fortes irritations mêmes resteront sans effet. On voit survenir une mort musculaire complète, en diastole. L'oreillette survit quelque temps au ventricule, mais elle aussi meurt beaucoup plus vite que si elle avait été placée librement dans une soucoupe. Le temps pendant lequel on obtient un travail du cœur est trop court pour qu'on puisse faire des expériences détaillées. On peut modifier l'expérience de la manière suivante, pour se rapprocher davantage des conditions normales et pour éviter de détruire quelque mécanisme valvulaire de l'appareil de William : on enlève les deux ventilateurs et la canule double, de sorte qu'il ne reste que les ballons et le caoutchouc. Ensuite, on place deux canules dans le cœur, une à travers le sinus veineux jusque dans l'oreillette et une seconde à travers

l'aorte jusque dans le sinus artériel ; puis on place les canules dans le caoutchouc, de manière à ce que le sang aille à l'oreillette et sorte par l'aorte. Aussi de cette manière on obtient, dès que l'expérience a commencé, de très bonnes pulsations ; et quand on a soin que la pression sur l'oreillette soit aussi faible que possible, les pulsations se conservent beaucoup plus longtemps que d'ordinaire ; mais moi j'ai pourtant toujours eu une trop grande plénitude et, au bout de cinq à dix minutes, le cœur s'est arrêté. A l'aide de modifications multipliées, on pourrait pourtant certainement obtenir que la circulation se conserve un peu plus longtemps. Comme liquide de circulation, j'ai employé tantôt une solution de chlorure de sodium, tantôt la même solution, mélangée de sang de Poisson défibriné. J'ai employé de l'eau salée à différentes doses et j'y ai mélangé une plus ou moins grande quantité de sang, mais sans observer la moindre différence dans le temps pendant lequel le cœur a continué à battre.

EXPÉRIENCES PHARMACOLOGIQUES.

On ne trouve, faites sur les Poissons osseux, que celles de Kasem Beck et Dagiel[1]. Ils ont constaté que la muscarine produit une suspension de l'action du cœur et que l'atropine produit des pulsations rapides; enfin, que le cœur des Poissons osseux se comporte, vis-à-vis de ces poisons contraires, comme tous les autres cœurs qu'on a étudiés. Du reste, les rapports d'innervation et les rapports physiologiques ressemblent tant à ceux des autres animaux, qu'il est naturel que l'effet des poisons dans ses traits principaux soit analogue à celui qu'on a constaté généralement. Cependant il existe toujours des variations, surtout en ce qui concerne l'effet de la digitaline et de l'atropine ; c'est pourquoi les effets de ces poisons vont être mentionnés avec un peu plus de détails.

[1] *Loc. cit.*

ATROPINE.

Employée à forte dose, elle paralyse tous les organes modérateurs du cœur et produit, par suite, des pulsations rapides et faibles, chez les poissons osseux comme chez tous les autres animaux. Employée à petite dose, elle produit de vigoureuses contractions avec des systoles prolongées, et souvent un ralentissement des pulsations. Ceci résulte clairement des notes suivantes, extraites de mon relevé d'expériences :

Expérience n° 19. 12 mai 1893. — Morue d'environ 30 centimètres de longueur. Température de l'eau, 18° C ; température de l'air, 9° C.

Midi 45. — Respiration artificielle. Mise à nu du cœur.

Midi 45. — 38 contractions du cœur, vigoureuses, régulières, égales. Respiration du même rythme que les contractions du cœur.

Midi 56. — 36 contractions, vigoureuses, régulières, égales.

Midi 57. — 36 contractions, vigoureuses, régulières, égales.

Midi 59. — 0,1 milligramme de sulfate d'atropine injecté dans la musculature du ventre.

1 h. 03. — 26 contractions du cœur, très vigoureuses, régulières et égales.

1 h. 05. — 28 contractions du cœur. Invariables.

1 h. 06. — 24 contractions du cœur. Invariables.

1 h. 08. — 22 contractions du cœur, toujours vigoureuses. Ondulation pulsatile plus grande. Le sinus artériel se vide complètement. Respiration toujours de même fréquence que la pulsation.

1 h. 10. — 22 contractions du cœur. Invariables.

1 h. 12. — 18 contractions du cœur. Invariables.

1 h. 15. — 20 contractions du cœur. Invariables.

1 h. 19. — 22 contractions du cœur. Invariables.

1 h. 23. — 28 contractions du cœur, un peu plus faibles. Ondulation pulsatile un peu plus petite.

1 h. 26. — 26 contractions du cœur ; elles diminuent de force, mais restent régulières et égales. De temps en temps, 2 respirations pour chaque pulsation.

1 h. 30. — 22 contractions du cœur. Ondulation pulsatile extrêmement petite.

1 h. 33. — 20 contractions du cœur. Ondulation pulsatile extrêmement petite.

1 h. 36. — 18 contractions du cœur. Ondulation pulsatile extrêmement petite.

1 h. 38. — 12 contractions du cœur. Respiration beaucoup plus fréquente que la pulsation.

1 h. 44. — Animal mort. Pause du cœur jusqu'à une demi-minute. Ensuite de courtes séries de forts battements avec une bonne pulsation.

1 h. 50. — Seulement quelques battements avec des intervalles de plusieurs minutes.

1 h. 53. — Ligature à la limite du ventricule et du sinus artériel, mais toujours suspension du cœur.

Expérience n° 20. 13 mai 1893. — Morue de grandeur moyenne.

9 h. 05 matin. — Respiration artificielle. Le cœur est mis à nu de la manière habituelle.

9 h. 15. — 32 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales. Respiration du même rythme que la pulsation.

9 h. 17. — 34 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 19. — 32 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 21. — 0,3 milligramme de sulfate d'atropine injecté dans la musculature du ventre.

9 h. 22. — 32 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 25. — 34 contractions du cœur. Le sinus artériel se vide plus complètement.

9 h. 27. — 26 contractions du cœur, très vigoureuses.

9 h. 28. — 28 contractions du cœur, très vigoureuses.

9 h. 29. — 40 contractions du cœur, beaucoup plus faibles. Ondulation pulsatile considérablement plus petite.

9 h. 31. — 40 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 32. — 42 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 35. — 44 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 40. — 46 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 45. — 46 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 50. — 46 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 55. — 44 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 00. — 44 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 04. — 44 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 17. — 46 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 20. — 48 contractions du cœur. L'ondulation pulsatile diminue encore davantage en force.

10 h. 25. — 46 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 27. — 40 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 28. — 38 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 33. — 30 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 35. — 30 contractions du cœur. Invariables.

10 h. 37. — 30 contractions du cœur. Presque point d'ondulation pulsatile.

10 h. 40. — 12 contractions du cœur.

10 h. 42. — Arrêt complet du cœur.

10 h. 44. — De temps en temps, il y a de courtes séries de battements vigoureux et lents dans l'oreillette et dans le ventricule.

10 h. 50. — Quelques contractions dans le ventricule avec des intervalles de plusieurs minutes.

10 h. 53. — De temps en temps des contractions dans l'oreillette.

Expérience n° 51. 9 octobre 1893. — Morue de grandeur moyenne opérée de la manière habituelle.

1 h. 44. — 30 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales. Ondulation pulsatile grande. Respiration et pulsation de même fréquence.

1 h. 46. — 32 contractions du cœur, invariables.

1 h. 48. — 1 milligramme de sulfate d'atropine injecté dans la musculature du ventre.

1 h. 50. — 30 contractions du cœur. Invariables.

1 h. 53. — 42 contractions du cœur. Pulsations bonnes.

1 h. 55. — 56 contractions du cœur. Pulsations bonnes.

1 h. 59. — 62 contractions du cœur. Le sinus artériel ne se vide que très incomplètement entre chaque contraction du ventricule.

2 h. 04. — 64 contractions du cœur. Pulsations bonnes.

2 h. 08. — 64 contractions du cœur. L'animal vit et respire.

2 h. 13. — 70 contractions du cœur.

2 h. 17. — 66 contractions du cœur.

2 h. 20. — 66 contractions du cœur. L'animal a des spasmes fibrillaires très étendus, mais ils n'influencent pas du tout la pulsation.

2 h. 25. — 68 contractions du cœur. L'animal meurt.

2 h. 30. — 70 contractions du cœur. Les contractions sont très faibles, encore quelques pulsations.

Dans la première expérience (n° 19), on injecte 0,1 milligramme de sulfate d'atropine, et l'action du cœur diminue, dans l'espace de quarante minutes, assez régulièrement de 36 à 12 battements, l'animal vivant d'ailleurs très bien, et la respiration diminue proportionnellement à la pulsation. Cependant, au bout de quelque temps, la respiration devient plus fréquente.

Dans le second cas (n° 20), on injecte 0,3 milligramme de sulfate d'atropine. Ici aussi, l'action du cœur diminue, pendant les premières sept minutes, de 32 à 26 contractions ; mais alors survient une augmentation subite jusqu'à 44 contractions, et cette fréquence continue jusqu'à ce que l'animal meure.

Dans le troisième cas (n° 51), on injecte 1 milligramme de sulfate d'atropine et il survient tout de suite une augmentation jusqu'à 60 à 70, et cette fréquence continue après que la respiration a cessé et que le cœur a commencé à mourir.

DIGITALINE.

Employée à petite dose, son influence sur le cœur du Poisson est exactement la même que sur celui de la Grenouille. « Der elastische Widerstand des Herzmuskels den er einer auf ihm lastenden Flüssigkeilssäule esitgegenzelzt, vermindert sich, d. h. seine Dehnbarkeit vermehrt sich. Doch kehrt das Herz sofort zu dem Auzgangsvolum zurück, wenn die Belastigung durch die Flüssigkeilssäule aufhört, so dass also der Muskel zugleich eine grössere Dehnbarkeit und eine sehr vollkommene Elasticität erhällt. In Folge dieser Elasticitäts veränderungen tritt regelmässig eine Verstäckung der Diastole und Vergrösserung des Pulsvolums ein... und der Blutdruck steigt. (*Schmiedeberg. Pharmacologie*, 1895.) Seulement, au bout de quelque temps, les systoles deviennent plus longues et la respiration plus lente ; mais alors les contractions faiblissent et l'animal meurt avec des pulsations lentes. Mais, après la mort, on ne voit plus survenir, comme dans les conditions normales, des pulsations fréquentes. Le ventricule s'arrête dans la « caracteristische Systolestellung » (Schmiedeberg, *l. c.*). Si l'on augmente les doses, l'effet reste le même ; seulement on observe tout de suite des pulsations lentes, excessivement vigoureuses et souvent irrégulières, et, au bout de quelque temps, survient une suspension de l'action du cœur. On n'a pas observé de période de pulsations rapides ni de mouvements péristaltiques du cœur.

L'effet du poison sur le sinus artériel est étrange ; son élasticité est changée de la même manière que celle du cœur. Il ne se contracte que quand il est dilaté au maximum, et alors les contractions deviennent d'autant plus vigoureuses, longues et tout à fait complètes. Souvent il arrive qu'une systole du ventricule ne suffit pas à remplir le sinus au maximum ; alors celui-ci reste en repos jusqu'à ce qu'il soit rempli par la seconde ou par plusieurs contractions ; ensuite, il se vide par une contraction lente et vigoureuse. Cet effet de la digitaline sur un organe passif n'est pas inconnu. Beaucoup d'expériences faites sur d'autres animaux montrent à peu près le même effet ; mais il serait difficile de le démontrer plus clairement qu'ici. Les savants modernes attribuent partiellement à l'effet thérapeutique de la digitaline les changements dans le tonus des vaisseaux, et cette supposition est vérifiée par les expériences précédentes.

L'effet des petites doses de digitaline est étrange. Ou bien il advient un simple effet de la digitaline pour quelque temps et, plus tard, des pulsations fréquentes ; ou bien, si la dose est encore plus petite, il advient tout de suite des pulsations fréquentes, de sorte que le type est le même que dans l'empoisonnement par l'atropine. Si l'on coupe les nerfs vagues d'un cœur dont les pulsations ont été ralenties au moyen d'une assez forte dose de digitaline, la fréquence augmente considérablement, mais pas autant que celle d'un cœur non intoxiqué. Comme exemples de l'effet de la digitaline, je citerai les suivants tirés de mon relevé d'expériences :

Expérience n° 45. 20 octobre 1893. — Morue de grandeur moyenne.

6 h. 55 soir. — Opérée de la manière habituelle.

7 h. 04. — 38 contractions du cœur, régulières, égales, vigoureuses. Respiration de la même fréquence que la pulsation.

7 h. 06. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 12. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 13. — 50 centigrammes d'eau distillée injectés dans la musculature du ventre.

7 h. 14. — 40 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 16. — 40 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 22. — 40 contractions du cœur. Invariables,

7 h. 23. — 0,5 milligramme d'helléboréine injecté dans la musculature du ventre.

7 h. 25. — 38 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 26. — 40 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 29. — 50 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 31. — 50 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 34. — 48 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 36. — 50 contractions du cœur. L'animal vit et respire normalement.

Expérience n° 44. 20 octobre 1893. — Morue de grandeur moyenne.

1 h. 25. — Opérée de la manière habituelle.

1 h. 35. — 40 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 36. — 38 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 39. — 40 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 41. — 40 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 42. — 0,5 milligramme d'helléboréine injecté dans la musculature du ventre.

1 h. 44. — 40 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 46. — 42 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 49. — 52 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 52. — 52 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 54. — 54 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

1 h. 56. — 56 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

2 h. 00. — 54 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

2 h. 04. — 54 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales. L'animal vit et respire bien.

2 h. 06. — 54 contractions du cœur, un peu plus faibles.

2 h. 10. — 46 contractions du cœur, un peu plus faibles.

2 h. 15. — 26 contractions du cœur, beaucoup plus faibles.

2 h. 20. — 20 contractions du cœur. L'animal vit encore.

2 h. 30. — Suspension de l'action du cœur. Animal mort.

Expérience n° 43. 18 octobre 1893. — Morue de grandeur moyenne.

6 h. 50. — Opérée de la manière habituelle.

7 h. 00. — 44 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

7 h. 02. — 42 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

7 h. 08. — 38 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

7 h. 09. — 0,2 milligramme d'helléboréine injecté dans la musculature du ventre.

7 h. 10. — 38 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

7 h. 14. — 32 contractions du cœur, irrégulières, car de temps en temps surviennent des battements très vigoureux et lents.

7 h. 18. — 46 contractions du cœur, régulières, point de battements lents.

7 h. 21. — 54 contractions du cœur. Ondulation pulsatile petite.

7 h. 25. — 54 contractions du cœur. Ondulation pulsatile petite.

7 h. 30, — 56 contractions du cœur. Ondulation pulsatile petite.

7 h. 40. — 50 contractions du cœur. L'animal vit toujours.

8 h. 50. — 20 contractions du cœur. L'animal est mort.

Expérience n° 5. 4 mai 1893. — Morue de grandeur moyenne.

5 h. 55. — Opérée de la manière habituelle.

6 h. 00. — 34 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

6 h. 03. — 38 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

6 h. 04. — 36 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

6 h. 07. — 0,5 milligramme d'helléboréine injecté dans la musculature du ventre.

6 h. 09. — 34 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

6 h. 12. — 32 contractions du cœur, excessivement vigoureuses. Ondulation pulsatile très grande, systoles lentes.

6 h. 15. — Section du nerf vague.

6 h. 18. — 40 contractions du cœur, toujours plus vigoureuses qu'avant l'intoxication.

6 h. 19, — 40 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

6 h. 20. — 40 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

6 h. 25. — 32 contractions du cœur, de nouveau excessivement vigoureuses avec des systoles prolongées. Le sinus artériel se contracte très vigoureusement et se vide complètement entre chaque systole du ventricule.

6 h. 26. — 32 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 29. — 30 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 32. — 26 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 37. — 26 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 40. — Section du nerf vague droit.

6 h. 41. — 34 contractions du cœur, moins vigoureuses, mais pulsation toujours bonne.

6 h. 44. — 38 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 47. — 32 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 48. — 20 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 52. — 14 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 54. — 12 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 56. — 9 contractions du cœur. Invariables.

6 h. 58. — 13 contractions du cœur. Invariables.

7 h. 00. — 17 contractions du cœur. L'animal vit toujours.

Expérience n° 3. 4 mai 1893. — Morue de grandeur moyenne.

8 h. 45. — Opérée de la manière habituelle.

8 h. 54. — 32 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales. Le sinus artériel ne se vide pas complètement.

8 h. 55. — 34 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

8 h. 57. — 32 contractions du cœur, régulières, vigoureuses, égales.

9 h. 01. — 1 milligramme d'helléboreïne injecté dans la musculature du ventre.

9 h. 04. — 32 contractions du cœur, très vigoureuses.

9 h. 08. — Les contractions du ventricule sont excessivement vigoureuses et poussent, à chaque contraction, beaucoup de sang dans le sinus artériel, qui est très dilaté. De temps en temps, il est vidé très vigoureusement et alors le ventricule s'arrête. Les contractions du cœur sont, par conséquent, irrégulières.

9 h. 10. — 36 contractions du cœur, vigoureuses, irrégulières.

9 h. 17. — 34 contractions du cœur, vigoureuses, irrégulières.

9 h. 18. — L'action du cœur est suspendue une demi-minute. Le sinus artériel se vide, pendant ce temps, complètement.

9 h. 20. — 18 contractions du cœur. Le sinus artériel se vide complètement entre chaque systole du ventricule. L'ondulation pulsatile est très grande.

9 h. 22. — 22 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 25. — 18 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 26. — 14 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 28. — 9 contractions du cœur. Invariables.

9 h. 34. — 40 contractions du cœur, tandis que le sinus artériel ne se vide qu'une fois.

9 h. 40. — Suspension de l'action du cœur. L'animal vit.

Expérience n° 4. 3 mai 1893. — Morue de grandeur moyenne.

Midi 15. — Opérée de la manière habituelle.

Midi 20. — 34 contractions du cœur, normales.

Midi 22. — 34 contractions du cœur, normales.

Midi 25. — 34 contractions du cœur, normales.

Midi 27. — 3 milligrammes d'helléboreïne injectés dans la musculature du ventre.

Midi 30. — 34 contractions du cœur, plus vigoureuses ; plus grande ondulation pulsatile. Les contractions un peu inégales.

Midi 35. — 34 contractions du cœur. Systoles prolongées ; le ventricule est, pendant les contractions, plus pâle et plus petit qu'auparavant. Le sinus artériel se vide complètement à chaque systole du ventricule. Contractions quelque peu inégales, parce que, à ce qu'il semble, le sinus empêche le ventricule de se vider.

Midi 42. — 20 contractions du cœur, excessivement vigoureuses.

Midi 44. — 16 contractions du cœur. Systoles du ventricule très prolongées.

Midi 47. — 24 contractions du cœur. Les contractions du sinus sont tantôt très faibles, tantôt très vigoureuses, et durent plusieurs secondes; en attendant, suspension de l'action du ventricule.

Midi 52. — 10 contractions du cœur. Le sinus se vide complètement à chaque contraction du ventricule.

1 h. 05. — L'action du cœur irrégulière pendant les dernières minutes ; de temps en temps, suspension pendant plus d'une minute ; de temps en temps, jusqu'à 10 battements par minute. Toutes les contractions sont vigoureuses, avec une grande ondulation pulsatile ; le sinus se vide complètement.

1 h. 07. Suspension de l'action du cœur ; spasmes fibrillaires et mort.

Dans la première expérience (n° 45), on injecte d'abord 50 centigrammes d'eau distillée, sans qu'il advienne aucun changement ; ensuite, l'on injecte 0,5 milligramme d'helléboréine (Merck). La fréquence augmente immédiatement de 40 à 50, et reste telle jusqu'à ce que l'expérience soit interrompue, quatorze minutes après.

Dans la seconde expérience (n° 44), on injecte la même dose et l'effet est tout à fait le même.

Dans le troisième cas (n° 43), on injecte 0,2 milligramme d'helléboréine. Au bout de quatre minutes, la fréquence des contractions du cœur diminue de 38 à 32, et il advient quelques battements extrêmement vigoureux. Cependant, plus tard, la fréquence augmente jusqu'à 54 et se conserve telle jusqu'à la mort de l'animal.

Dans le quatrième cas (n° 5), on injecte 0,5 milligramme d'helléboréine et l'on observe immédiatement un effet typique de la digitaline, avec des contractions excessivement vigoureuses, une grande ondulation pulsatile et une fréquence presque invariable. Ensuite, l'on coupe l'un des nerfs vagues et alors la fréquence augmente

quelque peu, cependant pas autant que si l'on n'avait point donné de digitaline ; les contractions restent toujours excessivement vigoureuses, et comme, au bout de quelque temps, le ralentissement redevient considérable, on coupe aussi le second nerf vague et l'on constate immédiatement une accélération, toujours avec des contractions vigoureuses et de bonnes pulsations.

Dans la cinquième expérience (n° 3), l'on injecte 1 milligramme, et, dans la sixième (n° 1), jusqu'à 3 milligrammes, et l'effet en est ici plus toxique. L'irritabilité du sinus artériel diminue tellement qu'il ne se vide que quand il est rempli à l'extrême, et les contractions qui se produisent alors sont si fortes et si longues qu'elles empêchent le ventricule de se vider comme d'ordinaire. En conséquence, l'action du cœur devient irrégulière. Les contractions de l'oreillette et du ventricule sont toujours très vigoureuses.

Pour donner une explication positive de l'irrégularité de ces étranges effets de l'atropine et de la digitaline, il est nécessaire d'avoir fait des recherches détaillées sur l'effet des autres poisons cardiaques chez les Poissons, et surtout des expériences de circulation artificielle. Cependant les particularités citées se laissent comprendre, en supposant que l'effet des petites doses d'atropine et de digitaline soit essentiellement central, et en supposant que le nerf vague ait un centre accélérateur aussi bien que modérateur, et que, de ces deux centres, le premier soit le plus sensible aux poisons, de sorte que c'est surtout sur lui que les petites doses exerceraient leur influence.

LE LOBE CÉPHALIQUE

ET

L'ENCÉPHALE [1] DES ANNÉLIDES POLYCHÈTES

(ANATOMIE, MORPHOLOGIE, HISTOLOGIE)

PAR

ÉMILE-G. RACOVITZA

Docteur ès sciences.

INTRODUCTION.

L'ordre des Polychètes comprend des Annélides très différents au point de vue de la forme, et cette variabilité se manifeste surtout à l'extrémité antérieure du corps. On peut dire que chaque genre présente une conformation particulière du lobe céphalique, un nombre et une disposition spéciale d'organes sensitifs, un aspect et une constitution du cerveau qui lui est propre. Pour le naturaliste qui s'adonne

[1] On emploie généralement pour désigner la masse nerveuse sus-œsophagienne des Polychètes les mots *ganglion cérébroïde*. Ce terme est impropre, car ganglion exprime l'idée d'une unité morphologique et cette masse nerveuse sus-œsophagienne est un complexe. Il a paru préférable de réserver le mot *ganglion* pour les masses nerveuses simples dépendant des organes sensitifs spécialisés. Il ne restait donc (à moins de créer un mot nouveau ou d'employer des périphrases) que les expressions : *Cerveau* et *Encéphale*. L'emploi des deux pourra paraître déplacé, d'autant plus que cela n'implique nullement dans l'idée de l'auteur une homologie *complète* avec les organes désignés sous ces mots chez les Vertébrés. Faute de mieux, ces termes ont été employés dans ce travail dans le sens suivant : l'*encéphale* est la masse nerveuse complexe située dans le lobe céphalique et formée par trois *cerveaux* dont certaines parties peuvent se spécialiser pour former des ***ganglions***.

à l'étude de ces animaux, la morphologie du lobe céphalique se dresse comme un gros point d'interrogation qu'il importe surtout de résoudre.

On ne peut pas arriver à une solution en parcourant les nombreux mémoires qui traitent ce sujet, car les avis les plus contradictoires ont été soutenus par les zoologues les plus éminents. Les questions primordiales sont résolues de manières complètement différentes, et pour n'en citer qu'un exemple, il y a autant d'opinions que d'auteurs sur la valeur morphologique du lobe céphalique comparé aux segments du corps et aux différentes parties de la larve trochophore. Pour arriver à une conception personnelle, il est absolument nécessaire de reprendre ces études avec de nouvelles observations.

Le présent mémoire a précisément pour but d'exposer les recherches faites en vue d'acquérir une opinion personnelle sur le lobe céphalique et l'encéphale des Polychètes ; ce sera donc aussi bien un apport de matériaux nouveaux pouvant fournir quelques lumières dans la discussion de ce sujet, qu'une revision critique des opinions soutenues par les auteurs précédents. Les résultats de cette enquête ont servi à établir une nomenclature morphologique des différents organes du lobe céphalique, et ont servi de base à quelques essais d'explication de leur structure. Cela permettra peut-être de mieux *comprendre* cette partie si compliquée du corps des Polychètes.

Il est nécessaire d'expliquer quel est le sens donné au mot *comprendre* en l'employant d'une manière non usitée dans le langage courant.

Comprendre un tissu, un organe, un animal, c'est le ramener à une unité d'ordre plus primitif, ce qui permet de comparer ce tissu, cet organe, cet animal à d'autres tissus, organes, animaux analogues, ramenés à la même unité. Pour *comprendre* un organe, il ne suffit pas de connaître son anatomie et même son développement, il faut le ramener à un organe plus primitif qui puisse donner la clef du *comment* de son organisation.

Des exemples feront mieux saisir cette idée. Pour *comprendre* le

parapode si varié dans sa forme chez les différents Polychètes, il ne suffit pas de connaître son anatomie et son organisation dans les différentes familles ; il faut pouvoir ramener tous les parapodes à la forme initiale, le parapode biramé, dont les modifications ont produit tous les autres. A son tour, le parapode biramé n'est *compris* que lorsqu'on a pu le ramener à un complexe d'organes sensitifs et d'organes sétigères. De même ces deux sortes d'organes ne sont *compris*, que lorsqu'on a pu les réduire à un organe plus simple, plus primitif, la paroi épidermique, et lorsque, au point de vue histologique, on a pu réduire les cellules sétigères et sensitives aux cellules épidermiques non spécialisées.

La même chose peut se dire pour l'encéphale et les organes des sens. La connaissance de l'anatomie et du développement de ces organes chez les différentes espèces de Polychètes ne suffit pas pour arriver à les *comprendre*, si on ne les ramène pas aux trois régions sensitivo-nerveuses décrites dans ce mémoire. Ces régions sensitivo-nerveuses ne pourront être *comprises* que lorsqu'elles auront été réduites à l'organe dont elles dérivent, la paroi épidermiqne, ce qui permettra de réduire la masse cérébrale et les cellules sensitives aux cellules non spécialisées de l'épiderme.

La même chose doit être faite pour les autres systèmes organiques, et le Polychète, en tant que type morphologique, ne pourra être *compris* que lorsque tous les organes auront été ramenés à leur ébauche primitive. Par ce fait même, les Polychètes pourront être ramenés à leur souche et les espèces, genres, familles différentes, pourront être rapprochés et ordonnés suivant leur lien génétique.

Ce sont ces idées qui m'ont servi de guide dans cette étude du lobe céphalique et de l'encéphale. Naturellement les résultats sont loin de répondre au programme, mais je serai heureux si les quelques faits décrits dans ce travail et les quelques interprétations proposées pouvaient aider, en quoi que ce soit, à faire *comprendre* les Polychètes.

Les résultats exposés plus loin sont déduits de l'étude de plus de familles qu'il n'en est fait mention dans ce travail ; mais voulant éviter les redites et les descriptions trop longues, je me suis borné à quatre familles très différentes, prises comme exemples suffisants pour servir de base aux conclusions générales. Les familles des *Amphinomiens*, des *Palmyriens* et des *Maldaniens* ont été choisies parce qu'elles étaient complètement inconnues au point de vue anatomique ; par contre, les *Lycoridiens* avaient déjà été étudiés au point de vue de l'encéphale, mais étant donné que les résultats obtenus par les auteurs précédents paraissaient contredire l'opinion soutenue dans ce mémoire, il a paru nécessaire de montrer que l'encéphale, dans cette famille, appartient aussi au type général, manifeste chez les autres Polychètes.

Les matériaux utilisés pour la présente étude ont été récoltés à Banyuls (Méditerranée) et à Roscoff (Atlantique), localités si riches en Polychètes. J'en ai eu toujours en grande abondance, grâce à l'admirable installation des deux laboratoires fondés par M. de Lacaze-Duthiers dans ces deux localités. La large hospitalité qu'on m'a offerte dans ces deux stations maritimes et la bienveillance avec laquelle on a accueilli et satisfait tous mes désirs m'ont beaucoup facilité ma tâche. Je saisis donc avec empressement l'occasion qui m'est offerte d'exprimer mes respectueux sentiments de gratitude à mon maître, M. de Lacaze-Duthiers, et je reste encore à lui devoir de vifs remerciements pour les conseils dont il a toujours été prodigue envers moi, et pour la peine qu'il s'est donnée pour me guider dans la difficile science zoologique. Je tiens aussi à remercier M. le professeur Delage des conversations suggestives qu'il a bien voulu avoir avec moi sur les sujets de mes travaux, et mon maître et ami M. le professeur Pruvot qui m'a poussé vers l'étude des Polychètes et qui m'a appris à les connaître en me prenant comme collaborateur des *Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls*.

Il est nécessaire d'exposer en quelques mots le plan suivi dans ce

travail. Le résultat des recherches originales et bibliographiques a été d'abord une nomenclature morphologique des différentes parties du lobe céphalique. Il y avait deux manières de présenter cette étude : on pouvait commencer par exposer l'anatomie et l'histologie du lobe céphalique des Polychètes choisis comme exemples en se servant des termes usuels ou des périphrases, et ne donner la nomenclatre nouvelle qu'à la fin. Le lecteur aurait eu ainsi l'impression que cette nomenclature est déduite des faits exposés, ce qui indiquerait la vraie manière dont elle est née dans l'esprit de l'auteur. Mais cela présente aussi l'inconvénient d'allonger forcément la description et de nécessiter une seconde lecture pour faire concorder les anciens noms et les périphrases, avec les noms nouveaux.

Il y a une autre méthode qui consiste à exposer d'abord la nomenclature adoptée et à l'appliquer ensuite, du premier coup, à la description anatomique et histologique qui a servi à l'établir. Cette méthode présente l'inconvénient, tout personnel à l'auteur du reste, de faire croire (à tort dans le cas actuel) que cette nomenclature a été établie *a priori*, qu'on a cherché, en d'autres termes, à faire entrer les faits dans la théorie, et non d'extraire la théorie des faits. C'est cependant cette seconde méthode qui a été adoptée dans ce travail, parce qu'elle permet un exposé plus court et plus clair.

Le *premier chapitre* sera donc consacré à la morphologie du lobe céphalique. J'ai essayé de délimiter cette région du corps, de fixer sa valeur morphologique, ses rapports avec la Trochophore et d'établir la morphologie de son contenu, l'encéphale. Ce chapitre se termine par un résumé qui expose l'ensemble de la morphologie du Polychète et spécialement de son lobe céphalique, et établit en même temps une nomenclature rationnelle de ses différentes parties.

Le *second chapitre* est consacré à l'anatomie et à la morphologie du lobe céphalique des quatre familles prises comme exemples, et la nomenclature nouvelle y est appliquée intégralement. Chaque famille est successivement passée en revue et la morphologie spéciale pour

chacune d'elles est exposée avec les conséquences systématiques qui en découlent.

Dans un *troisième chapitre* est traitée une question connexe, celle de l'organe nucal. Il y est démontré que cet organe est typique chez les Polychètes et qu'il se trouve représenté chez beaucoup plus de familles qu'on ne l'avait cru jusqu'à présent.

Avec ce chapitre finit la partie anatomique du mémoire et commence la partie histologique. Comme on le verra, le lobe céphalique présente, au point de vue des organes de relation, trois régions de même valeur morphologique quoique d'aspect très différent ; comme il fallait se limiter, une seulement de ces régions a été choisie pour l'étude histologique fine, les résultats généraux obtenus pouvant s'appliquer aussi aux deux autres.

Le *quatrième chapitre* traitera donc de la structure histologique de la région nucale, chez trois des familles étudiées dans la partie anatomique. La région nucale a été choisie de préférence aux autres, d'abord parce qu'elle est moins connue, et ensuite parce qu'elle est moins compliquée.

Le *cinquième* et *dernier chapitre* sera en quelque sorte la mise en valeur des résultats obtenus dans la partie histologique du mémoire et contiendra aussi la bibliographie générale de cette partie. Les conclusions y sont disposées sous forme de *propositions* découlant l'une de l'autre et précédées chacune d'une sommaire justification, avec renvois aux descriptions détaillées contenues dans les autres chapitres ou aux notes bibliographiques placées en bas des pages. La démonstration commencera par des faits tout à fait généraux et superficiels pour pénétrer de plus en plus profondément dans la morphologie et l'histologie de l'encéphale et des organes sensitifs. La conclusion finale sera atteinte quand le complexe formé par ces organes sera réduit à la paroi épidermique. On partira donc du composé pour arriver au simple.

Le système nerveux stomato-gastrique, les éléments nerveux

moteurs et les connectifs ont été entièrement laissés de côté dans ce travail. Ces différentes parties du système nerveux méritent une étude spéciale, que, pour le moment, il ne m'a pas été loisible d'entreprendre.

La bibliographie du sujet a été traitée de différentes manières dans les divers chapitres. Cette manière de procéder se justifie par des raisons pratiques faciles à constater. Le renvoi aux mémoires contenus dans l'Index est fait suivant les règles adoptées par plusieurs congrès scientifiques au moyen des deux derniers chiffres de l'année de l'apparition du mémoire.

Les méthodes histologiques employées étant toutes classiques, il n'y a pas lieu de les décrire en détail; elles ont été simplement indiquées à propos de chaque figure dans l'explication des planches.

CHAPITRE I

MORPHOLOGIE DU LOBE CÉPHALIQUE DES POLYCHÈTES.

Le corps des Polychètes est formé de trois régions : le *lobe céphalique* (tête, segment céphalique, prostomium), le *soma* (corps, série de segments), et le *pygidium* (périprocte, telson, segment anal). Tous les auteurs ont admis ces trois divisions, mais ils sont loin d'être d'accord sur leur valeur morphologique et sur leur extension. Les opinions les plus diverses ont été soutenues et l'on peut dire, sans mériter le reproche d'exagération, qu'il n'y a pas deux naturalistes qui professent la même manière de voir à ce sujet.

Il est indispensable cependant, pour l'intelligence de ce mémoire, d'arriver à des conclusions positives. Comment, en effet, établir la morphologie de l'encéphale si l'on n'est pas fixé sur les limites et la valeur du lobe céphalique qui le contient? Et en même temps, comment ne pas tirer de l'étude du système nerveux de l'extrémité antérieure les conclusions qui pourraient jeter quelque lumière sur

la morphologie céphalique ? Ces considérations m'ont paru suffisantes pour justifier dans ce travail la présence du premier chapitre qui, à l'exception de quelques faits originaux, ne contient que l'exposé et la critique des théories de mes devanciers. Tout ce qui pouvait être imaginé sur la valeur du lobe céphalique a été dit ; on ne trouvera donc rien ici de tout à fait nouveau. Je me suis borné simplement à faire un choix parmi les différentes opinions, de manière à présenter *une doctrine complète* que j'adopte comme mienne et qui servira de base aux développements ultérieurs.

L'exécution de ce plan présente cependant de grandes difficultés bibliographiques. L'opinion de certains auteurs sur la valeur du lobe céphalique découle *a priori* de la théorie des colonies animales ; d'autres font valoir leur conception du lobe céphalique pour ou contre cette théorie. Il n'y a donc pas moyen de séparer les deux questions, et pourtant il ne m'est pas possible de traiter ici une question aussi vaste. Et ce n'est pas tout. Les Oligochètes, Hirudinés, Articulés en général et même les Vertébrés sont des animaux segmentés. Pour tous c'est poser la question de la valeur morphologique de la tête et la question de l'origine de la segmentation (colonies animales, etc.), ce qui a donné lieu à nombre de travaux. Il a donc fallu se décider à faire un choix parmi les mémoires à citer et voici le critérium qui m'a servi à cet effet :

1° Presque tous les naturalistes admettent que les Polychètes (dans le sens le plus large) sont la souche des Oligochètes, Hirudinés, Articulés et même des Vertébrés. Il faut donc chercher la solution à nos questions chez les Polychètes et non pas dans les autres groupes, très modifiés et spécialisés dans des directions diverses. J'ai élagué donc, du premier coup, les travaux ayant trait à ces derniers.

2° L'objectif principal du travail étant la valeur morphologique du lobe céphalique, les conclusions qu'on pourra tirer de cette étude pour ou contre les théories de l'origine du métamérisme ne sont que secondaires. Parmi les travaux sur les Polychètes ne seront donc examinés que ceux qui ont aussi cet objectif et qui exposent

le résultat de travaux spéciaux sur ces animaux. Seront par contre négligés les travaux purement théoriques qui ne se servent des Polychètes que comme exemple.

Le problème ainsi limité est plus abordable et les conclusions ne perdront rien de leur généralité, car toutes les théories de quelque valeur qu'on a pu professer sur les animaux segmentés sont, si je ne me trompe, représentées dans les travaux sur les Polychètes qui seront examinés plus bas.

Ces travaux sont encore assez nombreux et les opinions qui y sont exprimées sont extrêmement variées. On distingue cependant, chez la plupart des auteurs, deux idées dominantes, idées *a priori* qui ont amené les plus grandes confusions : 1° l'idée que les segments sont des individus : le métamérisme est alors l'expression d'une colonie; 2° l'idée que la bouche se trouve dans la tête, ce qui n'est que la suite logique de la première proposition. Si, en effet, la tête est un individu comme les autres segments, elle doit être pourvue d'une bouche. Il est curieux de voir que même les auteurs qui n'admettent pas la *colonie animale* comme origine du métamérisme sont encore inconsciemment dominés par cette opinion que rien ne justifie.

Les opinions ne seront pas exposées par ordre de date, mais seront classées en deux paragraphes correspondant aux deux buts que je me suis proposés. Le premier traitera de la valeur du lobe céphalique chez l'adulte; le second, des rapports du lobe céphalique avec la Trochophore [1]. L'opinion de chaque auteur sera résumée d'abord entièrement, puis la critique suivra, placée entre crochets. Dans un troisième paragraphe sera établie la morphologie du cerveau, à l'aide des travaux de mes devanciers, et des résultats obtenus dans la partie spéciale de ce travail (chap. II). Enfin, dans un dernier paragraphe seront résumés les faits acquis en un exposé complet de la morphologie céphalique telle que je l'entends.

[1] *Trochosphæra æquatorialis* Semper étant une espèce de Rotifère, Hatschek a cru préférable de créer un nouveau nom, *Trochophora* pour la forme larvaire des Polychètes. Cela paraît rationnel; aussi le terme a-t-il été adopté dans ce mémoire.

§ 1. — LE LOBE CÉPHALIQUE ET LES SEGMENTS SOMATIQUES.

Deux catégories seront établies parmi les auteurs dont les mémoires seront analysés dans ce paragraphe.

La première comprendra ceux qui admettent que le lobe céphalique est l'homologue d'un segment somatique et, par conséquent, qui acceptent, explicitement ou implicitement, la théorie des colonies animales ; la seconde comprendra les auteurs qui n'admettent pas cette homologie, ce qui implique la négation de la théorie en question.

1° *Le lobe céphalique est l'homologue des segments somatiques.*

Pruvot (**85**, p. 122-123) est amené, dans son travail sur le système nerveux des Polychètes, à considérer le lobe céphalique comme formé par trois segments homologues aux segments somatiques, ayant chacun un centre nerveux correspondant aux ganglions de la chaîne ventrale. Ces segments sont :

1° Le segment stomato-gastrique ;

2° Le segment antennaire antérieur ;

3° Le segment antennaire postérieur.

Chacun de ces segments est, en outre, pourvu d'appendices sensitifs spéciaux homologues des cirres parapodiaux des segments somatiques.

[Cette opinion a été combattue par Viguier et Malaquin (v. plus bas), qui ont démontré l'unité de la tête. Du reste, comme l'auteur est revenu sur son opinion, je n'insisterai pas.]

Viguier (**86**, p. 355-274) considère le lobe céphalique comme l'homologue d'un seul segment somatique qui aurait perdu son appareil parapodial et auquel seraient venus s'ajouter postérieurement le cerveau et les organes des sens spéciaux à la tête.

La bouche ferait partie de la tête, et ce n'est que postérieurement qu'elle arriverait en contact avec le bord antérieur du segment buccal ; ce dernier ne mérite donc pas ce nom et doit être

considéré comme le premier des segments du corps et rien autre. Les segments sont le produit de l'accroissement du pygidium qui est bourgeonné par la Trochophore se transformant directement en tête de l'Annélide adulte.

La preuve de la validité de la théorie est demandée au développement de la tête chez les stolons des Syllidiens :

« Dans le cas de reproduction scissipare, comme celui qui a été représenté par Ehlers pour la *Syllis Fiumensis*, on voit fort nettement un des anneaux de l'animal primitif se transformer en tête de l'individu secondaire et constituer à lui seul toute cette tête. Le processus consiste uniquement dans le développement d'yeux et d'antennes sur l'anneau qui se transforme. A ces différents organes sensoriels correspondent des masses nerveuses qui se développent d'une façon corrélative, et qui plus tard se mettent en relation avec la chaîne ventrale. » Plus loin, l'auteur renvoie à des descriptions et figures qui montrent la tête des stolons de différents Syllidiens formée par un segment pourvu en même temps de parapodes et d'yeux ; aussi dit-il, « ainsi donc on ne saurait conserver un doute à cet égard, le segment qui porte les yeux et les antennes est bien réellement un anneau simple. Je l'appellerai *anneau céphalique*, car il constitue à lui seul toute la tête. » La différence entre le système nerveux céphalique et somatique n'a pas d'importance ; du reste, le système nerveux ne peut servir beaucoup dans les questions morphologiques, puisque partout où il y a des organes des sens, il y a un développement corrélatif des masses nerveuses. « La tête, le fondateur de la colonie (comme dirait E. Perrier), qui reste aussi normalement l'individu directeur, n'est pas nécessairement constituée tout à fait sur le même plan que les individus secondaires ; et la même remarque s'applique aussi au pygidium, à qui est dévolu le rôle de bourgeonner successivement tous les anneaux de la chaîne. L'un comme l'autre, la tête surtout, bien qu'ayant la signification d'anneaux simples doivent à leur position aux deux extrémités une certaine indépendance ; on peut dire une certaine initiative. »

[Il n'est pas nécessaire d'insister longuement sur l'inexactitude de la théorie de Viguier, car elle repose sur des erreurs d'observation. Il n'est pas exact, en effet, que le lobe céphalique des stolons de Syllidiens provienne de la transformation directe d'un segment sétigère. Comme l'ont montré Langerhans (**79**) et d'autres auteurs, cette partie est *bourgeonnée* par le segment sétigère qui conserve dans le stolon son *individualité* complète. Ce processus appartient à la catégorie des phénomènes de régénération, comme l'a montré Pruvot (**91**), et ne peut, en aucune façon, être invoqué à l'appui de cette théorie.

Comme Viguier admet la théorie de la colonie animale, il n'est pas étonnant qu'il ait mal interprété la Trochophore. Cette larve est pour lui « l'individu directeur » (se transformant entièrement en tête) qui bourgeonnera les autres individualités. De là découle aussi la nécessité de faire place à la bouche dans « l'anneau céphalique », quoiqu'il ait constaté souvent que le sillon de séparation du lobe céphalique et du premier segment *passe par l'orifice buccal*. Il déclare, pour se tirer d'affaire, que ce n'est pas la disposition primitive et que la bouche a été secondairement repoussée en arrière. Toutes ces interprétations découlent d'idées *a priori*, et sont injustifiables, comme on pourra le voir dans un paragraphe suivant.]

Malaquin (**93**, p. 430-444) admet que le lobe céphalique n'est qu'un segment somatique transformé. Les huit appendices qui s'y trouvent typiquement (4 antennes paires, 1 impaire provenant de la soudure de deux antennes et 2 palpes) proviennent de la transformation directe des huit parties qui constituent l'appareil parapodial d'un segment (4 rames et 4 cirres). Quant à la différence que présente le système nerveux dans le lobe céphalique et les segments somatiques, elle n'a pas d'importance, puisque (p. 143) « le système nerveux cérébral ne peut fournir d'indications morphologiques par sa plus ou moins grande complexité. Son développement plus ou moins considérable correspond à des fonctions physiologiques plus ou moins nombreuses et l'on peut plutôt dire avec rai-

son, que ce qui détermine le développement des centres nerveux, c'est l'importance des fonctions à remplir et des organes sensoriels à innerver. »

Les preuves de l'exactitude de cette théorie sont fournies par la démonstration des trois propositions préliminaires suivantes :

1° Le segment céphalique peut porter des appendices ayant la forme de rames sétigères;

2° Une rame sétigère locomotrice peut se transformer en cirre sensitif;

3° Le segment céphalique n'est pas fondamentalement différent d'un segment ordinaire;

Et les trois catégories de preuves suivantes :

1° La disparition des appendices pédieux et céphaliques suit un ordre constant et le même pour ces deux sortes d'appendices ;

2° L'ordre d'apparition est le même pour les appendices pédieux et céphaliques;

3° La disposition sur le segment est la même pour les deux catégories d'appendices.

[Il va sans dire que les trois dernières preuves sont subordonnées à l'exactitude des trois propositions que l'auteur qualifie lui-même de préliminaires. Je me bornerai donc à prouver que les propositions en question ne sont pas exactes.

La première proposition repose sur l'interprétation d'un seul exemple : les appendices sétigères des *Tomopteris* considérés comme innervés par le cerveau. Meyer (**90***a*) a montré que ce ne sont pas des appendices céphaliques, mais bien des parapodes appartenant par leur innervation et leur développement au second segment somatique. Cet unique exemple montre donc juste le contraire de ce qu'il doit démontrer dans la pensée de l'auteur. En outre, tout ce que l'on connaît de l'anatomie et du développement des Polychètes, permet d'établir la règle absolue suivante : *jamais le lobe céphalique, à aucun stade ontogénique ni phylogénique, n'a porté d'appareil sétigère.*

La seconde proposition est déduite de l'interprétation des appen-

dices de l'extrémité antérieure des *Psammolyce* et *Sthenelais* et des appendices parapodiaux des *Eunice.* Pruvot et Racovitza (**95**, p. 452-464) ont montré que chez les premières, les rames parapodiales ne sont nullement transformées en cirres et les mêmes auteurs, dans le même travail (p. 362 et 417), ont montré que, chez les Euniciens, la branchie n'est pas plus un cirre modifié que le cirre n'est une rame transformée. Tout ce qu'on sait de l'anatomie et du développement du parapode permet au contraire d'établir la proposition inverse : *jamais une rame sétigère ne se transforme en cirre, et* vice versa.

Le raisonnement qui a servi à établir la troisième proposition est très singulier. Le voici : « Si le lobe céphalique était une partie non comparable à un autre segment, il ne pourrait être régénéré lorsque par traumatisme il se trouve enlevé à un Annélide. Mais les observations faites dans ce cas, et elles sont nombreuses, montrent qu'un nouveau lobe céphalique peut être régénéré par un segment ordinaire. » Ainsi pourquoi ne pas dire alors : si les os de l'avant-bras et de la main étaient des parties non comparables à l'humérus, ils ne pourraient être régénérés par ce dernier, comme cela se produit quand on coupe la patte de certains Urodèles. Pourtant personne ne prétend que ces parties sont homologues dans le sens morphologique étroit et, en ostéologie comparée, on les compare respectivement les uns aux autres et non indifféremment entre eux. Si Malaquin veut simplement dire que la tête et les segments dérivent de la même ébauche ancestrale, nous sommes d'accord, puisque, comme l'on verra plus loin, ce sont des différenciations de l'individu trochophore. Mais cette vérité ne lui sert à rien et il faut, pour sa théorie, que la tête ait été segment somatique, que le métacarpe ait été humérus ; tandis qu'en réalité la tête a toujours été tête et les vrais segments ne sont nés que plus tard, comme l'humérus a toujours été humérus, et le métacarpe, métacarpe dès le début de leur différenciation.

Comment se fait-il que le cerveau n'a point besoin d'être homologue au ganglion de la chaîne ventrale quoique ces deux centres

innervent des organes qui le sont? Je laisse de côté cette contradiction de la théorie de Malaquin, d'autant plus que point n'est besoin de plus longs développements pour montrer son inexactitude.]

Hatschek (91) admet que l'Annélide est une colonie, un cormus, formé par une série linéaire d'individus correspondant au prosoma de la Trochophore. On verra plus loin que cette région de la larve comprend toute la partie préorale et une partie de la région postorale dont la limite postérieure passe en arrière du rein céphalique. Les individus du cormus sont tous incomplets. Le premier individu n'a pas d'*opisthion* ou périprocte (pygidium) ; les autres, nés par divisions du premier, n'ont été qu'incomplètement régénérés, aussi leur manque-t-il la région antérieure, nommée *prosthion* et contenant les ganglions cérébroïdes, les organes des sens et la bouche. Enfin, le segment terminal serait dépourvu de prosthion et d'une partie de la région postérieure et ne serait formé que par l'opisthion.

[Hatschek a plusieurs fois changé d'opinion sur la morphologie des animaux segmentés et je n'ai nullement besoin de passer toutes ses opinions en revue. Je me suis borné à exposer ici sa dernière théorie, qui d'après lui « am ungezwungensten die typischen Etwicklungs-und Wachsthumserscheinungen der Articulaten erklärt ». La théorie a donc été imaginée dans un but explicatif, aussi se ressent-elle de son origine préconçue, car il n'en est pas d'autre plus artificielle et surtout moins prouvée.

Constatons d'abord que Hatschek voit qu'il n'y a pas moyen d'admettre l'homologie des segments somatiques avec le lobe céphalique. Il évite cette difficulté en supposant que le lobe céphalique n'est représenté qu'une fois dans sa colonie, car cette dernière est née par multiplication scissipare, avec régénération incomplète des individus postérieurs. Pourquoi est-ce ainsi et pas autrement? La seule raison qu'il donne est que cela permet d'expliquer mieux les faits. Cela reste encore à prouver, puisqu'on verra plus loin que cette hypothèse contredit certaines observations précises. En supposant que les choses se passent ainsi, les appendices céphaliques, alors, ne sont

forcément pas homologues des appendices segmentaires ; mais l'auteur ne tire pas cette conclusion forcée de sa propre théorie et prétend au contraire que les cinq antennes possibles des Polychètes doivent être interprétées de la manière suivante (p. 423) : « Die vier Längsreihen von Cirren, welche an dem segmentirten Körper durch die dorsalen und ventralen Paare von Parapodialcirren gebildet werden setzen sich auch auf das Prostomium fort, insoferne als wir auch hier ein dorsales und ein ventrales Paar von Cerebralcirren [antennes (*Auct.*)] beobachten ; ihren Abschluss finden diese vier Reihen in den unpaaren oder apicalen Cerebralcirrus. »

On conviendra que l'antenne impaire est très embarrassante dans l'explication de Hatschek, et qu'il n'est pas suffisant de la qualifier d' « Abschluss » pour justifier sa présence. Voilà donc une première contradiction ; il s'en présentera bien d'autres.

L'individu complet c'est le *prosoma*, dit-il. Il dit, d'autre part, que chez le Polychète, deux régions de l'individu complet, le *prosthion* et l'*opisthion*, ne sont représentés qu'une fois ; les autres segments correspondent donc à une région intermédiaire que je nommerai pour plus de commodité *mezosthion*. Il s'ensuit que le prosoma est formé par ces trois régions puisque c'est un individu complet. Essayons de délimiter ces trois régions sur la larve et sur l'adulte tels que les conçoit Hatschek. La larve, d'après lui, est divisée en une région préorale, le *prostomium*, et une région postorale, le *metastomium*, qui, ensemble, forment le prosoma. Mais dès que la larve commence sa transformation, il apparaît dans la région postérieure du metastomium une zone prolifère qui allonge la Trochophore et qui fait paraître une nouvelle région du corps, le *metasoma*. Par le fait de la croissance intercalaire, le prosoma ne peut donc être une individualité complète, puisqu'il lui manque le pygidium, périprocte ou prosthion, enlevé par le metasoma. Mais supposons que le prosoma soit tout de même complet par une volonté supérieure. Le prosthion sera formé par le prostomium, plus certaine partie du metastomium, puisqu'il contient la bouche; le mezosthion sera formé

par la région moyenne du metastomium, et l'opisthion par sa région postérieure. Déplaçons délicatement le tout est superposons-le sur l'extrémité antérieure d'un Polychète aussi Archiannélide qu'on voudra. On obtient le plus bizarre assemblage qui puisse s'imaginer, comme on peut s'en convaincre par le tableau ci-joint des homologies qu'on doit établir. La dernière colonne indique les véritables

Hatschek						Racovitza	
Adulte	Larve		Cormus			Larve	Adulte
	Prosoma	Métasoma	Premier individu	Individu moyen	Dernier individu		
Prosoma: Prostomium	Prostomium		Prosthion	C		Région pré-orale	Lobe céphalique
Prosoma: B	O	U	Prosthion	C		H Région post-orale	Soma: E 1er Segm.
Prosoma: Metastomium	Metastomium	Metasoma				Région post-orale	Soma
Peristomium	Metastomium	Metasoma	Mezosthion	Mezosthion		Région post-orale	Soma
Série des Segments	Metastomium	Metasoma	Mezosthion	Mezosthion		Région post-orale	II. "
Série des Segments	Metastomium	Metasoma	Mezosthion	Mezosthion		Région post-orale	IV "
Série des Segments	Metastomium	Metasoma	Mezosthion	Mezosthion		Région post-orale	V "
Série des Segments	Metastomium	Metasoma	Mezosthion	Mezosthion		Région post-orale	VI "
Série des Segments	Metastomium	Metasoma	Mezosthion	Mezosthion		Région post-orale	VII "
Periprocte	Periprocte	Periprocte			Opisthion	Periprocte	Pygidium

rapports entre la larve et l'adulte tels qu'ils ressortiront de l'étude du second paragraphe.

Si l'on veut se donner la peine d'étudier ce tableau, on verra les contradictions qui naissent de la comparaison de l'embryon, de l'individu théorique colonial et de l'adulte tels que les conçoit Hatschek. Il est inutile, je crois, d'insister encore sur le mal fondé de cette conception qui n'a d'autre mérite que de vouloir, à tout prix, faire revivre l'agonisante théorie des colonies animales et d'introduire dans la

science des mots affreusement barbares ne correspondant pas à des définitions morphologiques, mais simplement à des divisions théoriques changeant avec chaque auteur.]

2° *Le lobe céphalique n'est pas l'homologue des segments somatiques.*

Les auteurs de cette catégorie admettent tous, implicitement ou explicitement, la non-homologie des deux régions.

Kleinenberg (**86**) et Salensky (**87**) font la distinction entre les régions céphalique et somatique, mais ne sont pas tout à fait d'accord sur la limitation de ces régions. Leurs opinions seront exposées dans le paragraphe suivant.

Wistinghausen (**92**, p. 82) déclare que le corps de l'Annélide se forme par deux ébauches larvaires complètement différentes : l'ébauche ventrale du tronc et l'ébauche du lobe céphalique ; les deux se réunissent postérieurement.

Wilson (**92**, p. 124) considère dans les Polychètes une partie non segmentée (lobe céphalique + segment buccal) et une partie segmentée. Son interprétation du segment buccal est inexacte, comme on le verra plus tard.

Meyer (**90**) constate que « l'hétéronomie du prostomium, des segments somatiques et du telson, devient compréhensible, même nécessaire, si nous admettons que les métamères sont nés par la fragmentation de la partie du corps située entre l'extrémité céphalique et caudale ». Il faut admettre cette opinion comme étant l'expression de la vérité, car il y a en sa faveur des raisons suffisantes tirées de l'embryogénie et de la différenciation du mésoderme. Les phénomènes de scissiparité ne peuvent indiquer le mode de formation du corps des Polychètes, car ces phénomènes sont exceptionnels dans ce groupe et de plus ne se présentent que chez des formes ayant subi une évolution régressive, et chez celles où la scissiparité est la suite de l'accumulation des produits génitaux dans les parties postérieures du corps. La formation de la tête, dans ce cas, se ramène à un simple processus de régénération. Si la métamérie était dérivée d'un

phénomène de bourgeonnement, il faudrait que le dernier segment fût le plus jeune, ce qui n'est pas le cas, puisque le telson est contemporain du lobe céphalique ; ensuite il faudrait que tous les « bourgeons » fussent homodynames, et c'est le contraire qu'on constate. Si l'on prétend que la métamérie a pris naissance par une espèce de strobilation comme chez les Acalèphes, il faudrait que le segment le plus jeune fût situé immédiatement en arrière du premier segment du corps, et c'est juste le contraire qui arrive.

Il faut donc admettre que les Polychètes descendent de formes non segmentées, et notamment « de Turbellariés vigoureux et rapaces menant une vie pélagique ». Ce qui a produit la métamérie dans la région médiane du corps de ces animaux, c'est le mouvement ondulatoire qui a occasionné le fractionnement des masses génitales primitivement continues et situées de chaque côté du corps. Il se forma ainsi une série de centres métamériques autour desquels se groupèrent de la même manière les autres organes. La cavité interne de ces masses génitales est homologue des cavités cœlomiques des Annélides, comme les muscles épithéliaux de ces derniers sont les homologues du parenchyme des Turbellariés.

[Le but de ce chapitre étant la démonstration de la non-homologie du lobe céphalique et du soma, toute la partie ayant trait à l'explication de l'origine de la métamérie et de la descendance des Polychètes a été exposée d'une manière moins détaillée qu'elle ne le mérite. A mon avis, la lumineuse théorie de Meyer est bien ce qu'on a écrit de plus raisonnable sur ce sujet, et je l'admets volontiers sauf quelques modifications de détail.

Ainsi, pour ne s'en tenir qu'au sujet traité dans ce mémoire, Meyer croit que tous les appendices des Annélides se sont formés « als Ausstülpungen besonderers empfindungsfähiger Integumentpartien. Indem in solche hohle Körperfortsätze » sont entraînés des vaisseaux, il se forme des branchies. Si les cirres ou parties de cirres se transforment sur le soma en branchies vraies seulement sur la face dorsale, cela tient à leur position. Sur la face dorsale, les cirres

n'étant pas en contact avec le support, peuvent avoir des parois plus minces, ce qui facilite l'hématose, et puis ils sont moins exposés aux blessures.

Il y a deux choses à opposer à cette manière de voir :

1° Les appendices des Annélides (à l'exception des palpes) sont formés principalement par des stylodes qui ne sont pas des évaginations creuses de « l'Intégument », mais des formations entièrement comprises entre la cuticule et la basale, donc pleines et simples. Les articles basilaires (phores) sont bien des évaginations creuses de la couche dermo-musculaire, mais ne représentent que la partie motrice et non sensitive de l'organe.

2° Les branchies vraies sont des néoformations, et non des cirres transformés. Les cirrophores seuls peuvent jouer le rôle de branchies dans certains cas (*Staurocephalus*, par ex.), mais alors ils n'ont rien de commun avec les branchies vraies. Tout ceci n'influe en rien sur la théorie générale du métamérisme telle que l'a formulée Meyer; ce n'est qu'un point de détail, qui a cependant son importance, comme on le verra plus loin.]

Pruvot et Racovitza (**95**) admettent la division du corps en trois régions non homologues et appliquent cette conception à la systématique des Polychètes. J'ai déjà cité autre part les preuves en faveur de cette vue qui ont résulté de cette application même.

§ 2. — RAPPORT DU LOBE CÉPHALIQUE DE L'ADULTE AVEC LA TROCHOPHORE.

Kleinenberg (**86**, p. 181-182) considère la Trochophore, non comme un jeune Annélide, mais comme un être médusoïde qui produirait l'Annélide exactement comme la Bipinnaria produit l'Astérie. La Méduse ne se transforme pas entièrement en Polychète. Tous ses organes, à l'exception du tube digestif, sont résorbés ou rejetés pendant la transformation, et les organes de l'Annélide sont des néoformations qui n'ont rien de commun avec les organes de la larve. La couronne ciliée préorale (Prototroch) divise la larve médusoïde en

deux régions dans lesquelles se forment deux portions distinctes du corps de l'Annélide.

1° *Région supérieure* (ombrelle) qui forme chez l'Annélide uniquement les ganglions nerveux et les organes sensitifs céphaliques, en un mot le lobe céphalique, mais jamais de segment.

2° *Région inférieure* (subombrelle) qui forme tous les segments; c'est à cette région [le soma de l'Annélide (*Auct.*)] qu'appartiennent la bouche, le rein céphalique et l'otocyste quand il existe.

[J'admets complètement les homologies établies par Kleinenberg entre les deux régions de la Trochophore et de l'Annélide; seulement j'y ajoute une troisième région de même valeur morphologique, le périprocte ou pygidium, strictement homologue dans les deux formes. Par contre, je ne crois pas que la Trochophore soit autre chose qu'un embryon d'Annélide. Son organisation spéciale doit être considérée comme la résultante de l'adaptation à la vie pélagique. Les quelques ressemblances plus ou moins justifiées qu'elle présente avec les Méduses n'ont point besoin d'être expliquées par une commune origine, mais simplement par une transformation convergente due à l'influence du même milieu. De cette manière s'expliquent facilement les différences réelles très grandes qui existent entre les deux formes.

Chez la plupart des Polychètes, la larve se transforme directement et entièrement en adulte. On considère ces cas comme secondaires, le développement du *Polygordius* et de sa larve, si caractérisée étant typique, et l'on cherche à ramener à ce type les premières larves plus simples (plus annélidiformes, si je puis m'exprimer ainsi) des Polychètes rapaces.

Il me semble qu'on doit faire le contraire, c'est-à-dire ramener les larves analogues à celles du *Polygordius* aux larves annélidiformes. Je crois, en effet, que ce sont les *Rapacia* qui sont les plus primitives des Polychètes actuellement connus; les Archiannélides étant des formes hétérogènes et en bien des points régressives, comme l'a déjà indiqué Eisig (**87**).

De ce qui précède, il résulte que la Trochophore typique ne nous donne nullement l'image du Polychète ancestral. Tout ce qu'il y a de prétendu typique et primitif dans ce supposé ancêtre est rejeté ou résorbé, pendant le développement, comme organe purement larvaire et secondaire.

Ce phénomène n'est pas isolé, et il en existe de nombreux exemples dans divers groupes. Pour ne pas sortir du groupe des Polychètes, citons seulement les soies larvaires dont sont pourvues beaucoup de larves (de Spionidiens surtout) et qui sont complètement rejetées pendant le développement; personne ne s'est encore avisé d'en orner l'ancêtre supposé.

Dans l'hypothèse de Kleinenberg, on doit recourir à la strobilation ou au bourgeonnement pour expliquer le métamérisme. On a vu (v. Meyer, p. 150) que cela présente des difficultés insurmontables, et, que l'hypothèse de Meyer est bien plus naturelle.]

Salensky (**87**, p. 631-639) admet que la Trochophore est divisée par la zone ciliée préorale en deux régions distinctes :

1° *Région céphalique* ou *préorale* qui donnera le lobe céphalique de l'adulte. Cette région n'est pas métamérique ; elle contient les ganglions cérébroïdes et les organes des sens, ne possède pas de rein et son cœlome est impair.

2° *Région somatique* ou *postorale* qui donnera le soma de l'adulte. Cette région est divisée en métamères; elle contient la plaque médullaire [chaîne ganglionnaire (*Auct.*)], des reins et des ébauches cœlomiques paires. « Entre ces deux régions principales de la Trochophore se trouve une région intermédiaire, formée par l'anneau des couronnes orales; la bouche siège à la face ventrale de cette région intermédiaire, dont la structure diffère aussi bien de celle de la région céphalique que de celle de la région somatique. »

[Il y a deux choses seulement à reprocher à l'interprétation de Salensky : 1° elle ne tient pas compte du pygidium, qui a pourtant la même valeur morphologique que la région préorale et le soma ; 2° elle attribue à l'anneau des couronnes orales (segment buccal de

l'adulte) une valeur beaucoup trop considérable, puisque, si l'on ne s'en tenait qu'aux conclusions exactement transcrites plus haut, on pourrait croire qu'il a la même importance que les deux autres régions. Mais, l'auteur avait pris soin de dire auparavant que cet anneau n'était qu'une subdivision de la région somatique. Même, après cette restriction, les conclusions de Salensky doivent être modifiées. Le (ou les) segment buccal ne diffère fondamentalement en rien des segments ordinaires, ainsi qu'il ressort des travaux embryologiques de l'auteur même, et, comme on peut facilement s'en convaincre en examinant certains Polychètes adultes (Amphinomiens par exemple) où le segment buccal porte des parapodes normaux, et certains jeunes (v. plus bas, critique de Wilson, p. 156) qui, à cet état, ont un segment buccal normal ne se modifiant que plus tard. On peut ainsi se convaincre que les cirres tentaculaires sont des cirres parapodiaux et que les segments buccaux nus ont été jadis pourvus de tout ce qu'il leur fallait pour être des segments complets. Il faut donc considérer le segment buccal comme un segment normal légèrement modifié dans le cours de l'évolution phylogénétique. La bouche occupe typiquement la région ventrale de son extrémité antérieure, c'est-à-dire que la moitié inférieure du bord antérieur de ce segment, en forme le pourtour ventral et latéral. La couronne préorale, étant une acquisition de la larve, est résorbée chez l'adulte, sans laisser de trace.]

Hatschek (**91**) n'est pas d'accord avec les auteurs précédents. Sa théorie a déjà été exposée et critiquée (v. p. 147). Il n'y a pas lieu d'y insister plus longuement.

Wilson (**92**, p. 424) soutient que le segment buccal fait partie de la région non segmentée du corps « and arises morphologically as a differentiation of the head ». La tête serait donc formée par l'hémisphère supérieur, le prototroch et une partie de la région inférieure. En effet, chez *Nereis*, dans le stade représenté par la figure 1, il y a un sillon très net, qui passe en arrière de la paire de cirres tentaculaires et qui sépare toute la région antérieure de la région suivante indi-

quée par des parapodes très nets. Par contre, il n'y a aucune trace de séparation passant au-dessus des cirres.

[Je crois que la raison invoquée par Wilson n'est nullement convaincante. La figure de cet auteur, reproduite ici, montre d'abord que les restes du prototroch séparent ce qu'il appelle la *tête*, en une région antérieure, correspondant à la région préorale de la larve, que

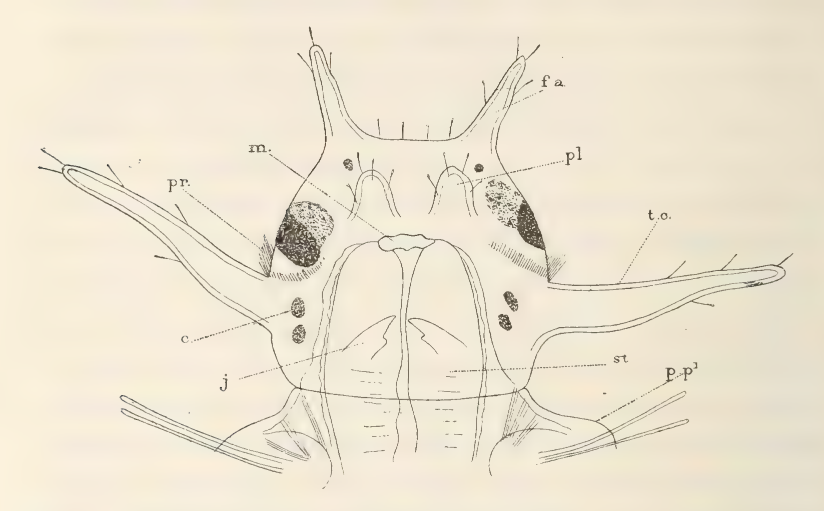


Fig. 1. — *Nereis limbata* Ehlers. — Tête au stade de quatre jours et demi, vue du côté ventral. (Délimitation de la tête, apparition des mâchoires, croissance des antennes frontales, des cirres tentaculaires, des palpes, etc., fragmentation du prototroch.)

f.a, antennes frontales ; *pl*, palpes ; *m*, bouche ; *pr*, prototroch ; *c*, taches oculaires ; *j*, mâchoires ; *t. c*, cirres tentaculaires ; *st*, stomodæum ; *p.p*, premiers parapodes. (D'après Wilson (**92**), pl. XX, f. 29.)

je considère comme le lobe céphalique, et une région postérieure qui contient les cirres et la bouche. Que ces deux régions ne soient pas séparées aussi par un sillon intersegmentaire, cela n'est pas une raison suffisante pour les considérer comme parties du même tout. On sait, en effet, que les cirres tentaculaires des *Nereis* sont innervés par la chaîne ventrale, et l'on sait aussi en outre que le segment buccal des *Nereis*, paraissant unique à l'extérieur, est en réalité formé par deux segments réunis. Ces considérations suffiraient à infirmer l'interprétation de Wilson.

On peut encore lui opposer des exemples montrant que le sillon intersegmentaire existe entre le lobe céphalique et le segment buccal chez des jeunes Polychètes du même âge que sa *Nereis*. J'extrais l'exemple suivant d'une monographie, en préparation, de *Micronereis variegata* Clap. Ce Polychète, voisin des *Lycoridiens*, et, par bien des caractères, plus primitif que ces derniers, possède quatre antennes, quatre cirres tentaculaires, deux segments pourvus seulement d'une rame ventrale et les autres segments nettement biramés.

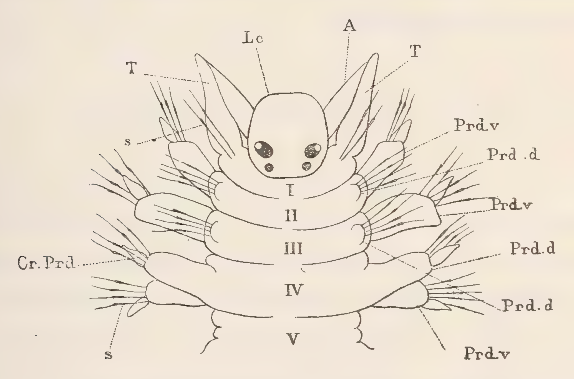


Fig. 2. — *Micronereis variegata* Claparède. Extrémité antérieure d'un embryon à six parapodes, vue du côté dorsal. Gr. 108 d.

Lc, lobe céphalique ; *A*, antenne ; *T*, cirre tentaculaire ; *s*, soie ; *Cr. Prd*, cirre parapodial ; *Prd. d*, rame parapodiale dorsale ; *Prd. v*, rame parapodiale ventrale ; *I à V*, les cinq premiers segments.

L'embryon, à quatre paires de parapodes, n'a que deux antennes encore; en arrière, il y a une bande ciliée interrompue, l'homologue du prototroch, qui sépare cette région de la suivante (segment buccal) munie de deux cirres et d'un faisceau de soies. Puis viennent deux paires de parapodes à rame ventrale normale, mais à rame dorsale représentée par une touffe de soies, sortant d'un petit mamelon. Viennent ensuite des parapodes complets. *Il n'y a pas trace de sillons intersegmentaires dans toute la longueur de l'embryon.* Au stade à six parapodes, représenté dans la figure 2, l'organisation est la même, seulement *tous les segments sont séparés par des sillons*, et le lobe céphalique est aussi *nettement séparé* du segment buccal que les segments entre eux.

La présence du mamelon sétigère dorsal sur les segments II et III montre indubitablement que les parapodes incomplets de deux des premiers segments de l'adulte dérivent de parapodes primitivement complets. Est-il trop hasardé de prétendre que les soies qui accompagnent le cirre tentaculaire assignent à ce dernier une origine parapodiale? Il est inutile, je crois, d'insister, et chacun pourra se convaincre, à l'inspection des deux figures, que le cas de Wilson doit être considéré comme une modification ontogénique secondaire sans importance morphologique.]

§ 3. — MORPHOLOGIE DE L'ENCÉPHALE.

Pruvot (**85**, p. 122-123) est le premier auteur qui ait essayé d'établir des groupes morphologiques, parmi les ganglions de l'encéphale des Polychètes et qui, en même temps, ait établi leur homologie dans les différentes familles. Il distingue deux centres :

1° *Centre stomato-gastrique* qui donne les nerfs aux palpes ;

2° *Centre antennaire*, innervant les yeux, les antennes et l'organe nucal. Ce centre est souvent subdivisé en deux autres centres secondaires :

a) *Le centre antennaire antérieur*, donnant des nerfs aux antennes latérales antérieures ;

b) *Le centre antennaire postérieur*, donnant des nerfs aux antennes latérales postérieures, à l'antenne médiane et à l'organe nucal.

Les connectifs prennent leur origine dans les deux centres principaux et le système nerveux stomato-gastrique dans le premier.

Si l'on peut admettre complètement la délimitation du premier centre telle que l'a établie Pruvot, il n'en est pas de même pour le second. Ce dernier contient en effet deux centres qui ne correspondent pas dans leur délimitation aux centres secondaires de cet auteur.

Hatschek (**91**, p. 424-425) considère le cerveau comme formé par :

1° Une paire de « Tentacularganglien » innervant les « Primärtentakeln » [palpe (*Auct.*)]. C'est le centre stomato-gastrique de Pruvot ;

2° Un « Mittelhirn », masse impaire, pouvant se diviser en plusieurs ganglions, correspondant aux organes des sens. Il donne des nerfs aux yeux, antennes (Cerebralcirren) et donne des fibres aux connectifs ;

3° Une paire de « Riechlappen » qui donne des nerfs aux « Riechlappen » [organe nucal (*Auct.*)].

L'auteur croit que ces trois parties étaient primitivement placées autrement que chez les types actuels. Le Mittelhirn, avec tout le prostomium et ses appendices, aurait émigré du côté dorsal, les Tentakularganglien du côté ventral et les Riechlappen du côté dorsal. Ces dernières considérations sont nécessaires, si l'on admet, comme Hatschek, que l'ancêtre est la Trochophore typique, car, quoiqu'il ne le dise pas, il est certain que c'est la position des organes nerveux et sensitifs, chez la larve, qu'il a en vue, lorsqu'il parle des dispositions primitives. Mais, comme il est plus que probable que la Trochophore typique n'est que l'embryon des Polychètes, qui a souffert le plus de modifications secondaires, il faut plutôt considérer la position de ces organes, chez la larve, comme due à des changements secondaires, produits par le gonflement de l'extrémité antérieure, et les rapports chez l'adulte, comme étant plus rapprochés des dispositions primitives. Chez les embryons à forme Trochophore peu prononcée, les rapports des organes sont les mêmes que chez les adultes. Les deux figures schématiques qui accompagnent l'exposé de Hatschek ne reposent sur aucun substratum matériel et l'on peut lui reprocher d'avoir complètement méconnu la position de l'antenne impaire, toujours la plus postérieure, et jamais au milieu du carré formé par les quatre autres.

Si j'adopte les divisions du cerveau établies par cet auteur, je crois devoir d'abord modifier légèrement sa terminologie, non pour changer des mots, mais pour établir les valeurs des trois régions, et ensuite, je tâcherai de donner les preuves de l'exactitude de cette division, chose que Hatschek n'a pas faite dans son livre, où il s'est borné à exposer son opinion en quelques mots.

Le changement terminologique consiste dans l'extension du terme

cerveau, employé pour le Mittelhirn, aux deux autres subdivisions. Cela implique la conviction que les trois régions cérébrales sont d'égale valeur morphologique. Du peu de mots que consacre Hatschek à cette question et de la terminologie adoptée, on pourrait conclure qu'il n'est pas de cet avis et qu'il croit que les Riechganglien et les Tentakelganglien sont des formations secondaires, homologues aux ganglions optiques et antennaires.

Racovitza (**94**) divise l'encéphale des Polychètes en cerveau moyen, antérieur et postérieur.

Pruvot et Racovitza (**95**) adoptent cette nomenclature, mais aucun de ces deux mémoires ne discute avec détail le bien fondé de cette subdivision.

Tous les autres auteurs qui se sont occupés de l'encéphale des Polychètes, et ils sont fort nombreux, se sont bornés à sa description pure et simple sans arriver à une conception générale de cet organe. Si quelquefois ils ont fait des essais timides d'homologie dans les différentes familles, ils ne sont pas arrivés à une généralisation suffisante, à une compréhension morphologique de l'encéphale. Cela tient à la grande variabilité du nombre et de la grandeur des ganglions secondaires (les ganglions antennaires, optiques, etc.). Ces masses nerveuses sont intimement liées aux organes des sens spécialisés (yeux, antennes, etc.), et disparaissent lorsque ces derniers manquent. Une forme à appendices nombreux aura un encéphale bossué de ganglions variés, tandis qu'un Polychète sans appendice aura un encéphale lisse. On conçoit qu'il est difficile, de cette manière, de trouver l'homologue d'un ganglion antennaire ou optique chez un Polychète qui n'a ni yeux ni antennes.

Les ganglions des organes spécialisés ne peuvent donc servir lorsqu'on veut faire la morphologie de l'encéphale des Polychètes ; il faut procéder d'une autre manière et se laisser guider par les considérations suivantes :

Si les ganglions spécialisés disparaissent chez les Polychètes sans

yeux ni appendices, il n'en reste pas moins une masse nerveuse à l'intérieur du lobe céphalique. Cette masse se décompose nettement en plusieurs autres :

1° Deux masses symétriques antérieures et ventrales, en continuité de substance avec l'épiderme du côté ventral, à l'endroit correspondant à l'insertion des palpes chez les formes pourvues de ces appendices ;

2° Une masse impaire ou faiblement subdivisée ; dorsale, en continuité de substance avec l'épiderme du côté dorsal (face dorsale du lobe céphalique) ;

3° Deux masses symétriques postérieures et dorsales, en continuité de substance avec l'épiderme du côté postérieur à l'endroit correspondant à l'origine des nerfs nucaux.

Si l'on examine l'encéphale des Polychètes à appendices, on peut facilement voir que ces trois parties existent avec les mêmes rapports, et que les ganglions des organes des sens leur sont simplement surajoutés et dans un ordre strictement le même. Les ganglions palpaires sont toujours surajoutés aux masses antérieures, les ganglions antennaires et optiques toujours à la masse médiane, les ganglions de l'organe nucal toujours aux masses postérieures. On peut donc tirer de ces faits les conclusions suivantes :

Pour homologuer les différentes régions de l'encéphale dans les différentes familles de Polychètes, il faut s'adresser aux trois masses fondamentales et non aux ganglions des organes des sens.

Les trois masses, communes à tous les Polychètes, sont donc plus primitives que les ganglions des organes des sens spécialisés qui, manifestement, sont des acquisitions secondaires. Il en résulte que la souche des Polychètes actuels devait être dépourvue d'appendices céphaliques. Cette dernière conclusion pourrait paraître en contradiction avec l'opinion exprimée plus haut que les Polychètes rapaces sont les formes les plus rapprochées de la forme souche. Mais, dans ce dernier cas, il s'agit des formes actuelles, et la conclusion s'applique à la souche primitive de ces animaux, qui certes ne doit plus

avoir de représentants actuels, étant donné l'ancienneté géologique considérable des Polychètes.

Cette conclusion paraît aussi contredire la belle théorie de Kleinenberg (**86**), que j'adopte entièrement, et qui veut que le centre nerveux soit produit par l'organe des sens qu'il innerve. En effet, si les organes des sens spécialisés produisent les ganglions et ces deux formations sont secondaires, par quel procédé se sont formées les trois masses nerveuses fondamentales ? Cette question sera longuement discutée dans la partie histologique de ce travail (chap. V), mais, comme il faut immédiatement y répondre, j'exposerai dès maintenant les conclusions auxquelles je suis arrivé.

On a vu que, chez les Polychètes sans appendices, les masses nerveuses sont en continuité de substance avec l'épiderme en certains endroits déterminés. Ainsi qu'il sera démontré dans le chapitre IV, en ces points l'épiderme contient un nombre énorme de cellules sensitives. On peut donc considérer ces surfaces, ces *aires*, comme des organes sensitifs diffus, d'autant plus qu'il sera démontré que les différents organes des sens ne sont que des spécialisations plus parfaites de certains points de l'aire correspondante. En outre, chez les formes à appendices, les organes des sens spécialisés ne constituent pas toute la surface sensitive du lobe céphalique, car ces organes sont placés dans des régions épidermiques à cellules sensitives, et en continuité de substance avec les centres nerveux, qui sont strictement homologues aux aires sensitives des Polychètes sans organes des sens spécialisés. Ce sont donc ces aires sensitives qui ont produit les trois masses nerveuses fondamentales de l'encéphale, et ce sont elles qui permettront d'établir de véritables homologies entre les différentes régions du lobe céphalique des Polychètes, et non les organes des sens spécialisés, formations secondaires.

Le fait que les différentes catégories physiologiques d'organes sensitifs naissent toujours sur la même aire sensitive, montre que, déjà avant leur apparition, ces aires s'étaient spécialisées au point de vue fonctionnel. On est donc en droit de subdiviser le lobe cépha-

lique des Polychètes en trois régions, formées par des aires sensitives avec leurs organes des sens spécialisés et par les masses nerveuses qu'elles ont produites, régions ayant leur caractère anatomique et physiologique spécial.

1° Région palpaire..	Aire palpaire......	Fossettes gustatives...	Fonctions tactiles et gustatives.
		Palpes...............	
	Cerveau antérieur..	Ganglions palpaires...	
2° Région sincipitale.	Aire sincipitale....	Yeux.................	Fonctions visuelles et tactiles.
		Antennes.............	
	Cerveau moyen....	Ganglions optiques ...	
		Ganglions antennaires.	
3° Région nucale ...	Aire nucale	Organe nucal.........	Fonctions olfactives.
	Cerveau postérieur.	Ganglion nucal.......	

Cela déterminé, il reste maintenant à compléter la démonstration par des preuves matérielles de l'individualité des trois centres nerveux et de leur constance chez les Polychètes. La seconde partie du travail (chap. II) apporte cette preuve pour quatre familles ; les travaux des auteurs précédents la fournissent pour beaucoup d'autres. Je n'ai naturellement pas tenu compte des travaux des auteurs anciens, très nombreux, qui n'ont examiné l'encéphale que par dissection : je ne crains pas d'affirmer qu'on ne peut étudier utilement le système nerveux des Polychètes que par les coupes, même si l'on se place au point de vue topographique.

I. Anatomie de l'encéphale des Polychètes dans les différentes familles.

1° Amphinomiens. — Je décris en détail, dans le chapitre II de ce mémoire, l'encéphale chez plusieurs types de cette famille, et l'on pourra se convaincre qu'il correspond bien aux divisions adoptées plus haut.

2° Aphroditiens. — Plusieurs auteurs se sont occupés de cette famille, et de leurs descriptions et figures on peut nettement établir la présence du cerveau antérieur et moyen. Kallenbach (**83**, p. 20) décrit sommairement, chez *Polynoe cirrata*, deux « kleinzellige Hemisphären » qui ne sont autre chose que les ganglions palpaires du cerveau antérieur. Rohde (**87**, p. 2-4) retrouve ces ganglions chez de

nombreuses formes et les nomme « Hutpilz » (!), en les considérant comme formés de « Nervenkerne » (!). Il trouve en outre deux ganglions : l'un supérieur, l'autre inférieur, qui, à en juger d'après ses figures, correspondent certainement, de par les nerfs qui en partent, au cerveau moyen et au cerveau antérieur, d'autant plus que les connectifs prennent naissance, par une racine de chaque côté, dans chacun de ces ganglions. Quant à ce qu'il appelle « Hirnhörner », autres ganglions du cerveau, ils n'existent certainement pas en réalité et doivent être considérés comme une erreur d'interprétation. Haller (**89**, p. 29), chez *Lepidasthenia*, décrit aussi le ganglion palpaire qu'il appelle « Tentakelganglion » parce qu'il fournit le nerf du palpe (Tentakel), et le déclare, avec raison, homologue des formations semblables des *Archiannélides* (Fraipont) du *Polyophtalmus* (Meyer), des *Nephthys* et *Staurocephalus* (Pruvot). Il a cependant tort de considérer les appendices impairs des *Opheliens* (Kükenthal) comme non homologues des palpes. Le ganglion donne des fibres aux connectifs, et la même chose se constate pour une grosse masse centrale de grandes cellules, qui est certainement le cerveau moyen. Pruvot et Racovitza (**95**, p. 446 et p. 452-462) découvrent l'organe nucal et le cerveau postérieur chez les *Acoetides* et *Sigalionides*. Les Aphroditiens ont donc aussi les trois régions parfaitement constituées.

3° Palmyriens. — On trouvera dans le chapitre II la preuve que les trois cerveaux existent aussi dans l'encéphale des Palmyriens.

4° Euniciens. — Cette famille a occupé beaucoup d'auteurs anciens et modernes, mais c'est Spengel (**81**, p. 27-36) qui donne la première description exacte de l'encéphale. Il découvre et distingue les trois masses cérébrales, sans cependant généraliser les faits constatés et sans leur attribuer d'importance. Pruvot (**85**, p. 80-81), suivant sa conception générale déjà exposée, groupe ensemble le cerveau postérieur et moyen sous le nom de centre antennaire et Jourdan (**87**) n'apporte rien de nouveau sur la morphologie cérébrale des Euniciens. Pruvot et Racovitza (**95**, p. 416-417) établissent nettement la présence des trois cerveaux et de leurs connexions.

5° Lycoridiens. — Haller (**86**, p. 29 et s.) commet des erreurs d'interprétation en ce qui concerne le cerveau des *Nereis*. Ses idées seront discutées dans le second chapitre, où l'on trouvera aussi la preuve que, dans cette famille, l'encéphale se comporte exactement d'après le schéma général que j'ai donné plus haut.

6° Hésioniens. — Je n'ai pas voulu allonger inutilement ce mémoire, en donnant la description détaillée du cerveau de *Psamathe cirrata* et *Fallacia sicula*, que j'ai étudié à ce sujet. Je me borne à déclarer que leur encéphale est formé des trois cerveaux parfaitement bien développés.

7° Syllidiens. — Je ne citerai que la belle monographie que Malaquin (**93**, p. 130-131) a consacrée à cette famille. Il distingue, suivant en cela Pruvot, deux centres : un centre stomato-gastrique qui n'est que le cerveau antérieur, et un centre antennaire, qu'on voit facilement sur ses figures, être l'homologue des cerveaux moyen et postérieur.

8° Phyllodociens. — Pruvot (**85**, p. 90) décrit chez ces animaux un centre stomato-gastrique (cerveau antérieur) et un centre antennaire (cerveau moyen et postérieur). L'existence du cerveau postérieur ne fait pas de doute, étant donné la présence, constante chez ces animaux, d'un organe nucal bien caractérisé.

9° Néphthydiens. — Pruvot (**85**, p. 48-49) a retrouvé ainsi dans cette famille les deux centres qui sont à interpréter de la même manière que pour la famille précédente.

10° Ophéliens. — Meyer (**82**, p. 782-785) décrit chez *Polyophtalmus*, trois groupes de ganglions qu'il désigne par les lettres gn^1, gn^2 et gn^3; ils correspondent respectivement au cerveau antérieur, moyen et postérieur. Pruvot (**85**, p. 107), chez les Ophéliens vrais, décrit nettement le cerveau postérieur comme deux lobes postérieurs en rapport avec les poches occipitales ciliées (organe nucal), et Kükenthal (**87**, p. 558-559), par l'étude d'un très grand nombre de types, arrive à la conclusion que la masse principale du cerveau dans cette famille est formée par trois paires de ganglions. Seulement l'homologation

avec les trois cerveaux est rendue plus difficile à cause des idées particulières de l'auteur sur l'origine de la substance cérébrale. Il considère en effet que cette origine est triple et que l'encéphale est formé par :

a) Des grosses cellules supérieures, correspondant à la plaque sincipitale de la larve. [Idée partiellement juste, mais ayant le tort de limiter à ces cellules les transformations de la place sincipitale. Cette région appartient au cerveau moyen.]

b) Des cellules ectodermiques, immigrées dans le cerveau, ayant entraîné à leur suite les yeux. [On verra plus tard que tout l'encéphale est formé uniquement de cellules ectodermiques. Ces cellules appartiennent encore au cerveau moyen.]

c) De la masse principale du cerveau qui a son origine dans les connectifs et leurs masses cellulaires. C'est cette partie qui est divisée en trois paires de ganglions. [Ici l'auteur a pris l'effet pour la cause en considérant les connectifs comme l'origine du cerveau. Quant à ses trois ganglions, voici comment on doit les interpréter : la paire de ganglions qui innerve l'organe vibratile (org. nucal), c'est le cerveau postérieur. L'auteur lui-même la compare aux ganglions analogues du *Protodrilus* et *Polygordius* (Fraipont). La paire de ganglions qui donne les nerfs à la papille antérieure (palpode), et que l'auteur compare aux ganglions innervant les tentacules (palpes) du *Polygordius* et *Saccocirrus* (Fraipont), sont le cerveau antérieur. La dernière paire fait partie du cerveau moyen et avec les parties *a* et *b* complète cette partie de l'encéphale.]

11° Cirratuliens. — Meyer (**88**, p. 624-626) a décrit cinq paires de ganglions chez la *Chaetozone* et je reproduis ici la figure schématique (fig. 3) qu'il donne (**87**, pl. XXIII, fig. 6) de l'encéphale de ce Polychète. Les ganglions qu'il désigne avec les lettres g^1, g^4 et g^5, forment ensemble le cerveau moyen, et d'après mon expérience personnelle sont loin d'être aussi distincts que l'indique la figure de Meyer. Les ganglions g^2 sont le cerveau antérieur ; l'auteur lui-même leur donne la signification de « Neuraltentakelcentren ». Les ganglions g^3 représentent manifestement le cerveau postérieur. Il est inutile d'insister

davantage, la figure suffira à convaincre tout le monde de la justesse de l'interprétation.

12° Capitelliens. — Eisig (**87**, p. 450 et s.) décrit dans cette famille plusieurs centres, plus ou moins soudés suivant les genres, qui s'interprètent avec la plus grande facilité de la manière suivante :

a) Les « hintere und seitliche Lappen » sont le cerveau postérieur.

b) La partie inférieure du « vordere Lappen » est le cerveau moyen.

c) La partie supérieure du même, surtout ce que l'auteur appelle « Seelappen », est le cerveau moyen.

13° Maldaniens. — On pourra trouver dans le chapitre II du présent mémoire la description de l'encéphale de cette famille, et quoique cet organe ait subi une réduction considérable et une spécialisation très grande, on peut néanmoins le réduire au schéma général.

14° Serpuliens. — Meyer (**88**) a retrouvé chez ces formes les mêmes ganglions que chez les Cirratuliens, à l'exception cependant des ganglions optiques. Les homologies s'établissent de la manière suivante :

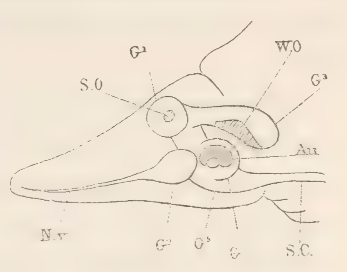


Fig. 3. — *Chætozone setosa.*

Tête avec le cerveau et les organes des sens, vue de profil.

Les lettres et leur explication sont les mêmes que sur l'original. — La nomenclature employée dans le travail est entre parenthèses.

*G*², ganglion antérieur inférieur (cerveau antérieur) ;
*G*¹, ganglion antérieur supérieur (cerveau moyen) ;
*G*⁴, ganglion optique latéral (cerveau moyen) ;
*G*⁵, ganglion inférieur postérieur (cerveau moyen) ;
*G*³, ganglion postérieur supérieur (cerveau postérieur) ;
Nv, nerf tentaculaire (nerf palpaire) ; *WO*, organe vibratile (organe nucal) ; *S.O*, Hamalerkopftentakel ? (antenne) ; *S.C*, connectifs ; *Au*, yeux [d'après Meyer (**87**, pl. XXIII, p. 6].

a) Les « seitlichen Nervenmassen », marquées g^2, et fournissant les nerfs branchiaux, sont le cerveau antérieur.

b) Les « oberen hinteren Nervenmassen », marquées g^3, sont le cerveau postérieur, puisque l'auteur a démontré l'opinion émise par Pruvot (**85**) que les orifices des néphridies thoraciques, qu'ils innervaient, sont les homologues des organes nucaux.

c) Les autres masses ganglionnaires marquées g^1, g^4 et g^5, représentent le cerveau moyen.

15° Hermelliens. — Meyer (**88**) ayant retrouvé dans cette famille les mêmes ganglions que dans la précédente, ces masses nerveuses s'interprètent de la même manière.

L'auteur déclare (p. 628) qu'on trouve chez les Serpuliens et les Hermelles, comme chez les Euniciens, les mêmes centres principaux reliés avec leurs appareils terminaux correspondants. On voit qu'on peut dire cela pour tous les Polychètes.

16° Archiannélides.— Fraipont (**84**, p. 282-287) a montré que, chez ces formes, l'encéphale est plus ou moins distinctement divisé en trois groupes de ganglions, qu'il décrit aussi à l'occasion d'un autre travail (**87**, p. 29-33). Ce sont : deux ganglions antérieurs (cerveau antérieur), un ganglion moyen (cerveau moyen) et deux postérieurs (cerveau postérieur).

L'encéphale, dans 16 familles de Polychètes sur 30 environ, s'est laissé ramener au schéma général donné plus haut. Est-ce trop de hardiesse d'étendre ce schéma aux familles restantes ? Je ne le crois pas, d'autant plus que la raison qui m'a fait négliger ces familles est l'absence ou l'insuffisance des travaux anatomiques à leur sujet et nullement des données contraires aux idées défendues dans ce travail.

L'enquête qui vient d'être faite a été rapide et sommaire ; on comprendra que c'est seulement la crainte d'étendre trop ce mémoire qui m'a fait agir ainsi. J'ai eu soin cependant de donner des indications bibliographiques assez complètes pour permettre le contrôle facile de mes interprétations.

II. Développement de l'encéphale.

Il paraît établi actuellement que le système nerveux central des Polychètes prend naissance par deux ébauches entièrement séparées. Des épaississements ectodermiques, situés dans la région préorale de la larve, donnent naissance à l'encéphale et d'autres formations ectodermiques, constituant une bande longitudinale sur la ligne médiane ventrale de la région postorale, donnent naissance à la chaîne ganglionnaire. Ces deux ébauches ne se mettent en rapport que secon-

dairement, en poussant des prolongements qui, en se réunissant autour de la bouche, forment le collier œsophagien.

Ce fait a une grande importance puisqu'il apporte une preuve de plus de la non-homologie du lobe céphalique et du soma. Il est clairement établi par les travaux de Kleinenberg (**86**), Salensky (**82**, **83** et **87**), Goette (**82**), v. Drasche (**84**), Fraipont (**87**), Wistinghausen (**92**) et Wilson (**92**).

Le seul auteur qui ait étudié les Polychètes à ce point de vue et qui soit d'un avis contraire est Hatschek. Je vais me borner à exposer ses idées d'après son manuel de zoologie (**91**), la dernière publication où il ait traité ce sujet.

Pour lui, tout le système nerveux des Polychètes dérive d'une ébauche embryonnaire unique. La « Scheitelplatte », plaque sincipitale de la larve, est l'origine de l'encéphale. Cette ébauche nerveuse possède plusieurs nerfs, dont les deux nerfs longitudinaux ventraux (p. 402). « La moelle ventrale qui dérive de l'ectoderme est à considérer aussi comme organe secondaire [1], mais se ramène à un prolongement des nerfs ventraux longitudinaux [2]. Ces derniers en effectuent leur parcours séparément, forment dans la région du prosoma les connectifs œsophagiens ; mais dans le metasoma se rapprochent en général l'un de l'autre, sont reliés par des commissures transversales, et donnent naissance ainsi à la moelle ventrale. » Cette opinion de Hatschek est en contradiction trop manifeste avec les observations de de tous les autres auteurs, et elle paraît trop n'être que la conséquence théorique de l'idée qu'il se fait de la Trochophore et du lobe céphalique des Polychètes pour pouvoir être acceptée. Par contre, l'autre opinion concorde avec tout ce que nous avons pu établir sur la morphologie des Polychètes.

L'encéphale est donc un organe qui naît isolément de l'ectoderme

[1] On sait que pour cet auteur la Trochophore est l'ancêtre des Polychètes. Il veut dire par le mot *secondaire* que la chaîne ganglionnaire est un organe acquis par l'ancêtre trochophore pendant son évolution phylogénétique.

[2] De la larve.

de la région préorale de la Trochophore. Comme on a vu que c'est un organe complexe au point de vue anatomique, il s'agit de déterminer maintenant si sa complexité est primitive, c'est-à-dire si elle a son origine dans la manière dont il se développe. On ne trouve beaucoup de détails à ce sujet que dans le travail célèbre de Kleinenberg (**86**) sur *Lopadorhynchus* et *Phyllodoce.* Cet auteur constate que l'apparition des organes des sens précède celle des masses nerveuses. Les cellules qui forment les premiers se multiplient en profondeur et donnent naissance à plusieurs centres nerveux qui ne se mettent que secondairement en rapport les uns avec les autres. Vers le sommet de l'ombrelle (région préorale) apparaît un groupe de cellules ciliées, le « Scheitelorgan », organe larvaire qui disparaît dans la suite, mais dont les cellules nerveuses formeront un noyau autour duquel viendront se placer les autres centres. A côté du « Scheitelorgan » naissent les « Scheitelantennen », appendices qui vont disparaître aussi, tandis que leurs cellules nerveuses, nées en profondeur, vont former les « vordere Lappen ». Viennent ensuite les « vordere und hintere Antenne », quatre appendices qui vont persister chez l'adulte. Ils forment en profondeur les « hintere Lappen (Kopfganglion ou Antennengehirn) » et ne se mettent que postérieurement en communication avec les « vordere Lappen ». Les « hintere Antennen » se forment au bord d'une région que l'auteur appelle « Sinnesplate ». Au bord opposé de cette dernière se forment les « Wimpergruben » qui donneront chacune naissance en profondeur à une masse nerveuse, se divisant plus tard en deux ganglions : l'un s'accolera au « hintere Lappen », l'autre formera le ganglion de l'organe vibratile de l'adulte.

Rien n'est plus facile que d'appliquer la nomenclature que j'ai proposée à cet exposé fait avec les termes de Kleinenberg. On pourra de cette manière du premier coup d'œil constater les homologies, qui du reste sont tellement évidentes qu'il est inutile d'entrer dans de longues explications.

1° Le cerveau antérieur (vordere Lappen) naît de deux ébauches nerveuses produites par les deux palpes (Scheitelantennen). Ces der-

niers sont des organes ancestraux qui ont disparu chez l'adulte.

2° Le cerveau moyen (hintere Lappen) naît de plusieurs ébauches produites par les quatre antennes (et les yeux chez les *Phyllodociens*), auxquelles viennent s'ajouter les cellules nerveuses du bouquet apical de cils (Scheitelorgan).

3° Le cerveau postérieur naît de deux ébauches produites par les deux organes nucaux (Wimpergruben).

Les ébauches des cerveaux moyen, antérieur et postérieur ne se mettent que postérieurement en communication les unes avec les autres. L'auteur affirme que les différents centres nerveux naissent avant les commissures qui les réunissent.

La division de l'encéphale en trois régions distinctes est donc justifiée non seulement par l'anatomie, mais par l'embryogénie.

Les autres auteurs n'ont malheureusement pas suivi avec autant de détail la formation de l'encéphale. Tous cependant présentent la plaque sincipitale comme l'origine de cet organe, mais sans avoir suivi de très près son développement. Voici cependant quelques faits confirmatifs de l'opinion de Kleinenberg.

Salensky (**82**, p. 358-359) constate que, chez *Psygmobranchus*, les yeux apparaissent avant le ganglion céphalique.

Meyer (**88**, p. 566-568) chez *Psygmobranchus* aussi, constate chez la larve segmentée l'apparition indépendante :

a) D'une paire de ganglions supérieurs, en arrière des yeux et sous une paire d'amas de cellules arrondies qu'il considère comme des rudiments de « Wimperorgane ». C'est le cerveau postérieur.

b) De deux ganglions unis aux deux ébauches des branchies. C'est le cerveau antérieur.

c) D'une masse ganglionnaire antérieure, en communication étroite avec le front, donnant plus tard les nerfs frontaux et les nerfs optiques. C'est le cerveau moyen.

Häker (**94**, p. 258-259), dans son étude du développement de *Polynoe*, n'est pas entré dans de grands développements à propos du cerveau. Il a pu constater cependant un fait, qu'il exprime de la

manière suivante : « Es würde sich also hier um eine Entstehung der Gehirnmasse aus drei gesonderten Partien handeln. »

Comme on l'a vu, les ébauches des trois cerveaux sont d'abord isolées et ne se relient entre elles que secondairement. Il paraît ne pas en être de même pour les ébauches des ganglions d'un même cerveau. Cela s'explique très bien si l'on admet que les cerveaux ont été produits par les surfaces épidermiques nommées *aires sensitives*. Il n'y a rien d'étonnant à ce que le développement du *Lopadorhynchus*, des *Phyllodociens* et du *Psygmobranchus* n'ait pas pu donner des résultats concluants à ce sujet, ces formes étant très évoluées; leurs larves ont en même temps subi une adaptation très complète à la vie pélagique. Chez les formes évoluées, la naissance des appendices et de leur ganglion a dû se faire à des stades de plus en plus jeunes du développement, suivant une loi générale en embryogénie. Ce fait a pu masquer, jusqu'à un certain point, la disposition primitive. Aussi voit-on les cerveaux antérieur et postérieur se former de deux ébauches chacun, ou du moins de deux groupes très visibles de cellules nerveuses, attirant facilement l'attention des observateurs, mais il n'est pas dit que des cellules nerveuses isolées ne se trouvent pas aussi entre et autour des deux groupements cellulaires. Il en est de même pour le cerveau moyen, qui paraît formé par un grand nombre d'ébauches, produites par les organes tactiles et visuels. Rien n'empêche que ces ébauches ne fassent partie du même blastème sensitivo-nerveux et qu'elles ne soient que des points où les cellules nerveuses soient plus nombreuses que dans le reste de l'ébauche.

Ce qui précède, il ne faut pas se le dissimuler, n'est que l'application des idées générales tirées de l'anatomie comparée (chap. II) et de l'histologie (chap. IV) du lobe céphalique. Les faits embryogéniques connus n'infirment pas cette manière de voir; ils ne lui apportent pas non plus des preuves bien décisives. On conviendra cependant que les études embryogéniques sont encore trop insuffisantes pour permettre de juger définitivement la question.

§ 4. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Le corps des Polychètes est formé de trois régions non homologues mais d'égale valeur morphologique :

1° Le lobe céphalique, situé à l'extrémité antérieure et caractérisé par :

a) La présence :

De trois régions sensitivo-nerveuses dorsales et antérieures, formées d'une part par des aires sensitives et par des organes sensitifs spécialisés, et d'autre part par des centres nerveux. [Le tableau [1] ci-joint montre la disposition et la composition de ces régions.] — D'appendices pouvant être en nombre impair. — D'une cavité générale secondaire ne dérivant pas de somites mésodermiques propres, mais formée par l'extension de la cavité des somites mésodermiques qui appartiennent au premier segment somatique [2]. — D'un système musculaire disposé autrement que dans le soma.

b) L'absence :

De segmentation vraie. — De parapodes et de soies. — De tube digestif. — De néphridies. — D'organes génitaux.

2° Le soma, région intermédiaire caractérisée par :

a) La présence :

De segments montrant une tendance, jamais complètement réalisée, à l'homodynamie aussi bien externe qu'interne. Tous les segments sans exception sont pourvus à l'état adulte ou l'ont été pendant un stade de leur développement phylogénétique ou ontogénique de bulbes sétigères et de soies. — De parapodes et de soies. — D'appendices segmentaires toujours en nombre pair. — De muscles longitudinaux, et de dissépiments métamériques. — D'une chaîne nerveuse ganglionnaire située du côté ventral. — D'otocystes. — D'un tube

[1] Ce tableau n'a pas la prétention de donner toutes les modalités des appendices. Il en montre quelques-unes seulement à titre d'exemple. — Pour la justification des termes employés, consulter l'introduction du travail de Pruvot et Racovitza (**95**).

[2] Voir Meyer (**90**), p. 299, note 1.

Lobe céphalique.	I. — Région palpaire [Fonctions tactiles et gustatives (?)]	Aire palpaire.	Fossettes gustatives			*Halla.*
			Palpes se présentant sous forme de	palpes massifs	au nombre de deux.. pourvus de stylodes	*Eurythoe.*
					au nombre de deux.. dépourvus de stylodes	*Euphrosyne.*
					au nombre de quatre. tous massifs	*Eunice.*
					au nombre de quatre. deux massifs et deux articulés	*Hyalinoecia.*
				palpes allongés	non articulés	*Polygordius.*
					divisés en palpostyle et palpophore	*Podarke.*
				palpode		*Clymene.*
		Cerveau antérieur.	Masse cellulaire	avec ganglion palpaire		*Nereis.*
				sans ganglion palpaire		*Eurythoe.*
			Fibres	nerfs palpaires.		
				racine inférieure du connectif.		
	II. — Région sincipitale [Fonctions visuelles et tactiles].	Aire sincipitale.	Sans organes des sens spécialisés			*Lumbriconereis.*
			Avec organes des sens spécialisés.	yeux	au nombre de deux	*Alcyopa.*
					au nombre de quatre	*Chrysopetalum.*
				antennes (nombre maximum : 5)..	non articulées	*Eurythoe.*
					divisées en ceratostyle et ceratophore	*Eunice.*
		Cerveau moyen.	Masse cellulaire..	sans ganglions spécialisés		*Clymene.*
				avec ganglions spécialisés	ganglions optiques	*Nereis.*
					ganglions antennaires	*Chrysopetalum.*
			Fibres	nerfs optiques.		
				nerfs antennaires.		
				racine supérieure du connectif.		
	III. — Région nucale [Fonctions olfactives (?)]	Aire nucale.	Sans organes des sens spécialisés			*Psamathe.*
			Avec organes des sens spécialisés			*Clymene.*
		Cerveau postérieur.	Masse cellulaire.			
			Fibres.			

digestif et de la bouche, orifice situé à l'extrémité antérieure du premier segment. — D'une cavité générale formée par des somites mésodermiques pairs pour chaque segment. — De néphridies. — D'organes génitaux.

b) L'absence :

De centres nerveux dorsaux.

3° Le Pygidium, région située à l'extrémité postérieure et caractérisée par :

a) La présence :

De l'anus, orifice situé typiquement du côté dorsal. — D'appendices cirriformes (urites) dont le nombre peut être impair. — D'un système musculaire disposé autrement que dans le soma.

b) Par l'absence :

De segmentation vraie. — De parapodes et de soies. — De néphridies. — D'organes génitaux.

Le lobe céphalique, le soma et le pygidium des Polychètes ont été hérités comme tels de la forme souche (animal turbellariforme [?]), mais la division du soma en segments doit être considérée comme secondaire ; autrement dit : le soma ne s'est pas formé par la disposition d'une série de segments bout à bout (bourgeonnement, strobilation, scissiparité), mais par la subdivision, due à des causes mécaniques, d'une région non segmentée.

La Trochophore ne reproduit pas la forme des animaux qui ont été la souche des Polychètes. Sa forme et sa structure doivent être considérées comme le résultat de l'adaptation de l'embryon à la vie pélagique, par conséquent, plus une forme larvaire de Polychètes se rapproche de la Trochophore type, plus elle est modifiée et plus elle est éloignée de la souche probable de ces animaux. Quoi qu'il en soit à cet égard, toutes les larves des Polychètes se partagent en trois régions.

1° Région préorale (*prostomium*), contenant la plaque sincipitale et les autres ébauches de l'encéphale. Cette région forme le lobe céphalique de l'adulte.

2° Région postorale (*metastomium*), contenant l'ébauche ventrale de la chaîne ganglionnaire, le pronephros [1], l'otocyste et la bouche. Cette région forme le soma de l'adulte.

3° Région périproctale (*périprocte*) contenant l'anus. Cette région formera le pygidium de l'adulte.

Du fait que la Trochophore est une forme larvaire secondaire, on peut conclure que les Archiannélides ne sont pas des formes archaïques, mais des formes rétrogradées, comme le montrent aussi certains points de leur organisation. Il faut chercher les formes primitives parmi les Polychètes rapaces, parce qu'en dehors d'autres considérations, nous y sommes forcés par la présence, chez ces formes, de parapodes se rapprochant le plus du parapode biramé pourvu de deux cirres, auquel se ramènent les parapodes de tous les Polychètes. On doit cependant avoir toujours en vue la considération suivante : les Polychètes sont des formes géologiquement très anciennes, il est donc plus que probable que tous les représentants actuels de cette classe sont très différents de la forme souche, par suite d'adaptations variées.

De la non-homologie des trois régions qui constituent les Polychètes résulte que la théorie de la Colonie animale ou du Cormus est inaplicable à ces animaux [2] et doit être complètement abandonnée [3].

[1] Je préfère ce terme, car *rein céphalique* est un terme inexact dérivant de la fausse interprétation du métasoma.

[2] Il est très probable que les Polychètes ont des liens génétiques avec les animaux segmentés (vertébrés y compris). Tout ce qui vient d'être dit plus haut pour les premiers s'appliquerait donc aux seconds. Je me hâte cependant d'ajouter que le lobe céphalique des Polychètes ne correspond pas entièrement à la « tête » des Arthropodes et des Vertébrés. Leur tête, en effet, est formée d'une partie homologue du lobe céphalique des Polychètes, plus un certain nombre de segments somatiques. La bouche est, par suite, située *dans la tête* des Arthropodes, mais non *dans le lobe céphalique* des Polychètes.

[3] Elle est tout aussi inapplicable aux Cestodes, comme l'a montré Claus (**89**), et elle est rendue tout à fait inutile pour expliquer le passage des Protozoaires aux Métazoaires par la lumineuse et bien plus satisfaisante hypothèse de Sedgwick (**86**, p. 205-206). Je ne vois vraiment pas ce qui lui reste, si ce n'est une certaine force acquise qui ne la fera pas disparaître aussi vite qu'elle le mérite.

CHAPITRE II

ANATOMIE ET MORPHOLOGIE DU LOBE CÉPHALIQUE ET DE L'ENCÉPHALE DES AMPHINOMIENS, PALMYRIENS, LYCORIDIENS ET MALDANIENS.

I. Famille des **Amphinomiens.**

A. **Lobe céphalique.**

§ 1. Historique[1].

Bruguière (**1792**, p. 45) est le créateur du genre *Amphinome*. Il y plaça quatre Polychètes décrits par Palas et qui les avait groupés dans ses Aphrodites. Dans la description, Bruguière mentionne bien les antennes et la caroncule, seulement il n'est pas possible de comprendre quelle idée se faisaient du lobe céphalique cet auteur et les auteurs précédents.

Savigny (**20**, p. 57) caractérise la famille des Amphinomiens par : yeux au nombre de deux ou quatre, des « antennes médiocres, généralement en nombre complet : les mitoyennes et les extérieures manquent quelquefois; l'antenne impaire, qui existe toujours, est insérée sur le devant d'une caroncule supérieure ou coronule, dont la base s'étend assez constamment par derrière jusqu'au troisième ou quatrième anneau du corps ».

Audouin et Milne-Edwards (**34**, p. 114) constatent que « la tête présente une disposition analogue à ce que nous avons vu dans notre genre *Sigalion*, c'est-à-dire qu'elle est refoulée en arrière, et en général dépassée par les pieds de la première paire qui se rapprochent de la ligne médiane et se portent directement en avant ». On trouve, en outre, quatre yeux, en général cinq antennes, dont la médiane existe quelquefois seule. Immédiatement en arrière se trouve la caroncule.

Grube (**50**, p. 39) croit que la caroncule est un organe appartenant en commun à cinq segments buccaux.

Kinberg (**57**, p. 11) considère le lobe céphalique comme pourvu d'un tentacule, deux antennes, deux palpes antenniformes et une caroncule. Il est le premier qui ait établi une distinction entre les appendices.

Schmarda (**61**, p. 134) attribue aux Amphinomiens un, quatre, cinq ou sept « tentacula », et place la caroncule dans le dos des « segmentarum oralium ».

[1] Je n'ai malheureusement pas pu me procurer Stannius (Ueber den innern Bau der *Amphinome rostrata*, 1831), et Grube (De *Pleione carunculata*, 1837).

Quatrefages (**65**, t. I, p. 383-384) s'exprime de la manière suivante : « La tête est toujours proportionnellement fort petite et plus ou moins dissimulée au milieu des premiers anneaux qui croissent rapidement en largeur comme chez les Aphroditiens. Comme chez ces derniers aussi, ces anneaux se portent obliquement en avant jusqu'au delà de la bouche, si bien que celle-ci se trouve placée, dans certaines espèces, au niveau de la quatrième ou cinquième paire de pieds.

« La tête peut être pourvue ou dépourvue d'appendices. En général, ceux-ci sont au nombre de cinq. Tous ont été considérés comme étant des antennes. Mais à cause de la petitesse des parties, même sur les grands individus, et de la fusion presque complète de l'anneau buccal avec les parties voisines, il est difficile, à ne juger que par l'extérieur, de savoir si cette détermination est juste. Il est nécessaire, ici, d'avoir recours à l'anatomie et de s'assurer de l'origine des nerfs aboutissant à ces appendices.

« Or, les recherches de Stannius ne peuvent laisser de doute à ce sujet. Les appendices céphaliques externes reçoivent les nerfs du connectif. Les antennes externes des auteurs sont donc, en réalité, des tentacules, les internes seules méritent le nom qu'on leur a donné.

« Indépendamment des appendices ordinaires, la tête des Amphinomiens porte assez souvent un repli cutané en forme de crête plus ou moins compliquée, qui s'étend sur un certain nombre d'anneaux suivants. On a donné le nom de *caroncule* (*caruncula*) à cet appendice qui manque chez toutes les espèces à pieds uniramés. En outre, la tête est parfois reliée à la bouche par un double bourrelet charnu en forme de V renversé qui doit jouer le rôle de lèvre. »

Baird (**70**, 216) soutient que les animaux de cette famille possèdent une caroncule sur le dos du segment buccal ou céphalique, quatre yeux et cinq antennes comme les Aphroditiens, c'est-à-dire une antenne médiane, deux internes et deux externes. Plus bas, cependant, il admet la terminologie de Kinberg, déjà exposée.

Grube (**78**, p. 1-2), après avoir exposé les divergences qui existent entre les auteurs sur la valeur des appendices et sur la définition du lobe céphalique dans cette famille, émet le premier l'opinion que, dans les genres *Chloeia* et *Amphinome*, par exemple, le lobe céphalique est composé des parties suivantes : la caroncule, une petite plaque dorsale de forme carrée portant les deux paires d'yeux et l'antenne impaire, enfin un mamelon ovale s'étendant, du côté ventral, jusqu'à la bouche et divisé en deux moitiés par un sillon. Cette dernière partie supporte les antennes paires et les « subtentacula ». L'auteur est donc arrivé, d'une manière pour ainsi dire empirique, à une interprétation exacte.

Racovitza (**94**) constate que le lobe céphalique des Amphinomiens dans

sa plus grande complication est pourvu d'une antenne impaire, deux paires d'yeux, deux antennes paires, une caroncule et deux palpes. Les antennes externes des auteurs sont considérées comme des cirres tentaculaires, sur la foi de Quatrefages qui affirme qu'ils sont innervés par le connectif. L'auteur rapporte ces organes au système nerveux, et par analogie avec ce qu'il a trouvé chez *Euphrosyne,* il conclut à l'homologie des appendices des Amphinomiens avec les organes correspondants des autres Polychètes rapaces.

Il est visible, d'après le résumé qu'on vient de lire, que la plus grande confusion règne actuellement sur l'interprétation du lobe céphalique des Amphinomiens.

Pour élucider la question, je fais, dans les paragraphes suivants, l'anatomie d'un type normal, *Eurythoe*, et j'ai cherché à y rattacher les types anormaux *Euphrosyne* et *Spinther*. Cette étude aurait beaucoup gagné à ce que plus de types normaux ou anormaux puissent être étudiés, mais les matériaux en bon état sont très rares, ce groupe comprenant surtout des formes exotiques. Du reste, *Eurythoe* est un bon type moyen et les résultats obtenus par son étude peuvent être légitimement étendus aux autres formes normales de la famille.

§ 2. TYPE NORMAL.

Eurythoe cf. *borealis* Sars [1].

(Pl. I, fig. 1-6.)

Historique. — Kinberg (**57**, p. 13) attribue à son nouveau genre *Eurythoe* un grand lobe céphalique arrondi, une caroncule de petite taille finement lobée, des antennes et des palpes naissant du premier segment. Il faut faire observer que Kinberg appelle le lobe céphalique premier segment.

Sars M. (**62**, p. 58-59) attribue à *Eurythoe borealis* un lobe céphalique arrondi, quatre yeux et une antenne impaire. Il dit que les antennes paires et les palpes sont placés sur le segment buccal, montrant ainsi qu'il

[1] Cette espèce sera étudiée au point de vue spécifique dans les *Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls*, de Pruvot et moi, en cours de publication dans les *Archives de zoologie expérimentale.*

considère la région inférieure du lobe céphalique comme un segment différent du lobe céphalique.

Horst (**86**, p. 162-163) nomme tous les appendices d'*Eurythoe alcyonia* des tentacules, et parle « d'un segment buccal qui ne participerait pas à la limitation de l'ouverture buccale, car sa partie basale ne s'étend qu'au milieu de la face latérale du lobe céphalique »; ce passage est absolument incompréhensible.

Ehlers (**87**, p. 29-30) considère tous les appendices d'*Eurythoe complanata* comme des « Fühler » et nomme les palpes situés en avant de la bouche « Mundpolster ».

Extérieur (fig. 1 à 3).— Le lobe céphalique chez les deux échantillons jeunes que j'ai eus à ma disposition, était bien visible à l'extrémité antérieure du corps. Son contour, dans la vue dorsale, était pentagonal, sa région antérieure tronquée formant la base du pentagone. On y distinguait, à première vue, deux régions qu'on désignera d'après leur position, la région supérieure et la région inférieure du lobe céphalique.

La *région inférieure du lobe céphalique* (*Lc. i*), vue d'en haut ou du côté ventral, présente un contour pentagonal. Elle est limitée en avant par une ligne droite et forme une pointe aiguë en arrière; de profil (fig. 3), cette région présente un contour plus ou moins ovalaire et une crête médiane qui dans les vues d'en haut ou du côté ventral lui donne la forme de pentagone. Sur la face dorsale (fig. 1) se trouve un sillon longitudinal, peu profond, situé exactement sur la ligne médiane, mais disparaissant sur le bord antérieur. Sur la face ventrale (fig. 2) il y a aussi un sillon médian, plus marqué en arrière et terminé non loin du bord antérieur; il est plus profond que celui de la face dorsale. Ce sillon divise la région inférieure en deux moitiés, se présentant comme des coussinets renflés, très bien limités, surtout à leur bord postérieur où ils forment la limite antérieure de la bouche. Ces appendices sont les *palpes* (*P*).

La *région supérieure du lobe céphalique* (*Lc.s*) se présente sous la forme d'un coussinet épais, de forme carrée, reposant sur la face dorsale et la moitié postérieure de la région inférieure du lobe

céphalique. Cette région s'élève nettement au-dessus de l'autre région et en est délimitée par un sillon qui est bien marqué sur toutes les quatre faces. A chaque angle se trouve un *œil*. De ces quatre organes, deux antérieurs (*Oe.p*) sont très gros, trois ou quatre fois plus grands que les yeux postérieurs (*Oe.p*) ; tous les quatre sont pourvus de cristallin.

Entre les deux yeux postérieurs, sur la ligne médiane, s'élève un petit appendice de forme conique et dépourvu de cératophore ; c'est l'*antenne impaire* (*Ai*). Deux autres appendices, de moitié plus longs, sont situés, un peu en avant des yeux antérieurs, sur la région inférieure du lobe céphalique ; ils sont dépourvus de cératophores, et sont plus renflés à la base qu'au sommet où ils présentent une légère trace d'articulation. Ce sont les *antennes paires* (*Ae*). Deux autres appendices sont situés sur la même région, mais un peu plus en arrière et plus du côté ventral. Ils ont la même forme que les antennes paires et possèdent la même articulation indistincte au sommet ; ils sont aussi dépourvus de cératophores, seulement leur longueur dépasse de moitié celle des antennes paires. Ce sont les *stylodes des palpes* (*P.st.*) [1].

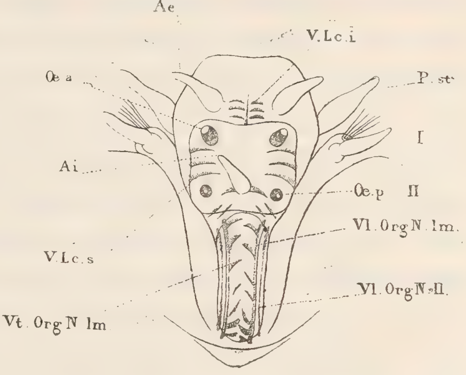


Fig. 4. — *Eurythoe* cf. *borealis* Sars. Contour de l'extrémité antérieure avec la disposition des bandes ciliées. Gr. 54 d.

Ae, antenne externe ; *Ai*, antenne impaire ; *Oe.a*, œil antérieur ; *Oe.p*, œil postérieur ; *P.st*, stylode du palpe ; *V.Lc.i*, sillon vibratile de la région inférieure du lobe céphalique ; *V.Lc s*, sillon vibratile de la région supérieure du lobe céphalique ; *Vt Org N.lm*, sillon vibratile transversal du lobe moyen de l'organe nucal ; *Vl.Org N.lm*, sillon vibratile longitudinal du lobe moyen de l'organe nucal ; *Vl.Org N.ll*, sillon vibratile longitudinal du lobe latéral de l'organe nucal ; *I* et *II*, les deux premiers segments somatiques.

En arrière de l'antenne impaire, et s'étendant jusqu'au troisième segment se trouve la *caroncule* ou *organe nucal* (*OrgN*), dont la

[1] Pruvot et Racovitza (**95**) désignent sous le nom de *stylode* toute production purement épidermique, pleine, et à nerf central.

longueur égale celle du lobe céphalique tout entier. C'est une crête arrondie, très surélevée au-dessus de la face dorsale des segments. Ses extrémités, antérieures et postérieures, plongent en avant et en arrière. Sa surface paraît lisse ; il existe cependant, de chaque côté, un sillon longitudinal et latéral qui la divise en trois portions : une supérieure, impaire et médiane (*OrgN. lm*), reposant sur les portions paires, latérales et inférieures (*OrgN. ll.*), dont les côtés débordent sous la portion impaire. Cet organe est parcouru par des petits sillons ciliés (fig. 4, texte), dont la disposition est tout à fait régulière. Le lobe médian de la caroncule est parcouru dans toute sa longueur par une gouttière de chaque côté (*Vl.OrgN. lm*). Chacun des lobes inférieurs est parcouru aussi par une gouttière longitudinale (*Vl. OrgN. ll*) parallèle à celle du lobe médian. Outre ces quatre gouttières ciliées, la face dorsale du lobe médian présente dix à quatorze petites gouttières ciliées (*Vt. OrgN. lm.*), en forme d'arc de cercle, plus profondes et mieux fournies en cils sur le milieu de l'arc que sur les bords. Ces petites gouttières sont disposées en deux rangées longitudinales, alternes et imbriquées.

Cet appareil cilié ne se borne pas seulement à la caroncule ; la région supérieure du lobe céphalique est pourvue de quatre gouttières postérieures, deux de chaque côté de la ligne médiane, de deux gouttières antennaires, une de chaque côté de l'antenne impaire, et de six gouttières interoculaires, parallèles, situées, de chaque côté de la ligne médiane, entre les grands et les petits yeux. La région inférieure du lobe céphalique ne possède que six de ces appareils, trois de chaque côté de la ligne médiane, entre le bord antérieur de la région supérieure du lobe céphalique et les antennes paires.

Anatomie (fig. 4-6). — Les régions inférieures et supérieures du lobe céphalique sont limitées par l'épiderme, qui a une épaisseur plus ou moins grande suivant la présence ou l'absence des organes des sens. Il limite un espace occupé par des muscles, par la cavité

générale céphalique et par les différentes masses de l'encéphale.

Le *cerveau moyen* (*Cm*) occupe en entier la région supérieure du lobe céphalique (*Lc. s*) et la portion supérieure et postérieure de la région inférieure (*Lc. i*). Sa forme, d'après ce qu'on peut en juger sur les coupes, est assez irrégulière, et son aspect est mamelonné. Il supporte un certain nombre de ganglions sur les côtés et sur sa portion médiane; mais c'est en ce dernier endroit que son épaisseur est la plus grande. Il forme d'abord quatre ganglions optiques, dont les deux correspondant aux gros yeux antérieurs (*Gœ. a*) sont naturellement plus grands. Un petit lobe médian et postérieur, plutôt un simple renflement, est en rapport avec le nerf de l'antenne impaire (*Ai*). Cet appendice, comme les autres du reste, est entièrement dépourvu de cératophore. En dessous des lobes optiques antérieurs aboutissent les nerfs des antennes paires; les connectifs prennent naissance dans la partie inférieure et postérieure du cerveau. Comme toujours, ce dernier est formé par une couche corticale, surtout dorsale, de cellules nerveuses, ici de petite taille, et par la substance ponctuée occupant le centre de la région ventrale.

Le *cerveau antérieur* (*Ca*) forme deux masses latérales situées en dessous et en avant du cerveau moyen. La substance ponctuée centrale et les petites cellules corticales s'unissent, sur la ligne médiane, à la substance ponctuée et à la couche corticale du cerveau moyen. Chacune des masses du cerveau antérieur reçoit, en dehors, le nerf des stylodes des palpes. En dedans et un peu en arrière, ces masses envoient quelques fibres dans les connectifs. Beaucoup plus vers la ligne médiane et tout à fait en avant, la substance centrale de chaque lobe se prolonge en un très gros nerf (*Np*) qui, arrivé à la base de l'épiderme très épaissi des palpes, s'irradie en une nappe de fibres nerveuses en relation avec les nombreuses cellules sensitives qui existent dans ces appendices.

Le *cerveau postérieur* (*Cp*) s'étend en arrière des deux cerveaux décrits précédemment; il est formé par deux masses mamelonnées

de très grosses cellules, s'étendant, de chaque côté de la ligne médiane, en dessous et sur toute la longueur de la caroncule. Chacune des masses est parcourue par un nerf (*Nn*) très gros, représentant la masse ponctuée du cerveau postérieur, en communication avec la substance ponctuée du cerveau moyen.

Rapport du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — Le lobe céphalique paraît à son bord postérieur (formé du côté dorsal par la caroncule et du côté ventral par les sommets aigus des palpes) enfoncé comme un coin entre les moitiés des premiers segments (fig. 2, I-III). Du côté dorsal, en effet, le troisième segment sétigère (III) est normal, mais le second et le premier (II et I) sont repliés en deux, au lieu d'être situés dans un plan transversal, et leurs parapodes sont fortement reportés en avant. Les deux moitiés du premier segment sont réduites à de simples bandes qui flanquent de chaque côté la caroncule. Elles paraissent interrompues sur la ligne médiane par cet organe, qui semble empiéter aussi sur la portion médiane très amincie du second segment.

Du côté ventral, le même fait se produit pour les deux premiers segments paraissant ici tout à fait interrompus sur la ligne médiane, la solution de continuité étant produite par l'orifice buccal (*B*). La bouche paraît limitée en avant par le bord postérieur des palpes, en arrière par le bord antérieur du troisième segment (III), et sur les côtés par les moitiés gauches et droites du premier et du second segment (I et II). Dans les descriptions spécifiques, il est fait mention de ces faits et l'on trouve continuellement les phrases suivantes :

« Caroncule s'étendant jusqu'à tel segment. Bouche limitée par le troisième, quatrième, cinquième segment. » Ces rapports variables du lobe céphalique avec les premiers segments du corps sont très curieux et très rares parmi les Polychètes. Malgré cela, aucun auteur ne met en doute leur réalité, mais aucun non plus ne cherche à l'expliquer.

Cette manière de concevoir le rapport du lobe céphalique et des premiers segments chez les Amphinomiens est radicalement fausse et ne repose que sur une simple apparence. Chez ces animaux, comme chez tous les autres Polychètes, l'organe nucal est situé sur la face postérieure du lobe céphalique et ne dépasse pas la limite du premier segment. La bouche est située sous le lobe céphalique et son bord postérieur est comme toujours formé par le bord antérieur du premier segment. Il est seulement difficile, à première vue, de retrouver les rapports normaux chez *Eurythoe*, car les moitiés des deux premiers segments ont subi une torsion en avant. Leurs régions médianes étant restées sur place, aussi bien du côté dorsal que du côté ventral, ont dû s'étirer considérablement et contourner aussi bien l'orifice buccal que la partie postérieure de l'organe nucal. Cette partie médiane amincie et étirée se voit très bien sur la face dorsale du second segment. Elle est moins prononcée pour le premier. Sur la face ventrale, les deux parties médianes des deux premiers segments se sont enfoncées à l'intérieur du plancher postérieur du vestibule buccal.

Sur des coupes longitudinales, on retrouve parfaitement les prétendues solutions de continuité qui séparent les deux moitiés des deux premiers segments.

Résumé. — Le lobe céphalique des *Eurythoe* est formé de trois régions sensitivo-nerveuses pourvues d'organes spéciaux :

La *région sincipitale*, pourvue d'un centre nerveux spécial, le *cerveau moyen*, qui innerve quatre yeux, une antenne impaire et deux antennes paires ;

La *région palpaire*, pourvue d'une masse nerveuse, le *cerveau antérieur*, qui fournit deux nerfs pour les palpes et de petites branches pour les stylodes des palpes ;

La *région nucale*, pourvue d'une masse cérébrale, le *cerveau postérieur*, qui fournit des nerfs à l'organe nucal ou caroncule.

Les rapports du lobe céphalique avec les autres segments du corps

sont normaux, car il est limité en arrière par le bord antérieur du premier segment et, sur la face ventrale, il forme la limite supérieure de la bouche. Cet orifice est limité en arrière, comme toujours, par le bord antérieur du premier segment.

§ 3. — Types aberrants.

1° *Euphrosyne Audouini* (Costa).

(Pl. I et II, fig. 7-13.)

a) Lobe céphalique.

Historique. — Savigny (**20**, p. 63), dans la caractéristique de son nouveau genre *Euphrosyne*, dit : « Yeux distincts au nombre de deux, séparés par le devant de la caroncule. Antennes incomplètes, les mitoyennes nulles, l'impaire tubulée, les extérieures nulles. Tête très droite et très rejetée en arrière, fendue par-dessous en deux lobes saillants sous les pieds antérieurs et garnie par-dessus d'une caroncule déprimée qui se prolonge jusqu'à quatre ou cinq segments. »

Sars M. (**50**, p. 211) est le premier qui ait attribué le nombre réel d'appendices et d'yeux à une espèce de ce genre. Il caractérise, en effet, *Euphrosyne armadillo* par deux yeux supérieurs et une antenne supérieure, deux yeux inférieurs et deux autres antennes terminales.

Les auteurs postérieurs partagent pour la plupart l'erreur de Savigny. Il est inutile de les citer tous, en voici quelques exemples :

Grube (**63**, p. 39-40), en décrivant *Euphrosyne mediterranea*, mentionne les antennes paires et émet l'avis que toutes les autres *Euphrosyne* doivent être pourvues de ces antennes. Ces appendices ont dû échapper aux observateurs à cause de leur petitesse et de la difficulté qu'on a à les voir. Grube trouve aussi les yeux inférieurs, seulement il n'ose pas donner son opinion sur leur valeur.

Ehlers (**64**, p. 67 et suiv.) donne une étude détaillée d'*Euphrosyne racemosa*. Il ne paraît pas s'être fait une idée claire du lobe céphalique. D'après ce qu'on peut comprendre, il considère la caroncule comme la partie principale de ce dernier. Il décrit un prolongement massif et antérieur de la caroncule qui divise en deux le premier segment ; ce qui le prouve, dit-il, c'est que les yeux supérieurs sont aussi visibles du côté ventral, montrant ainsi qu'il croit que les yeux inférieurs ne sont que des prolongements des yeux supérieurs. Ce qui démontre, dit-il aussi, que la caroncule est l'analogue d'un lobe céphalique, c'est, outre la pré-

sence des yeux, la présence des deux antennes rudimentaires. Les palpes, qu'il appelle « Oberlippen », ne sont pas considérés comme appartenant à la caroncule, c'est-à-dire au lobe céphalique.

Ehlers (**87**, p. 31-32) donne la description d'une *Euphrosyne* très intéressante qu'il nomme *E. triloba*. Cet animal, pourvu comme d'ordinaire de deux yeux dorsaux et de deux yeux ventraux, possède une antenne impaire, pas d'antennes paires, et en avant de la bouche des « Platten »; ce qui est remarquable dans cette espèce, c'est la caroncule, qui est divisée en trois lobes complètement séparés et cylindriques.

Mac Intosh (**94**, p. 55-57) constate que les *Euphrosyne* n'ont pas été étudiées par les procédés techniques modernes et se propose de compléter cette lacune. D'après ce que j'ai pu comprendre d'une description très peu claire, accompagnée de figures représentant des coupes non orientées et aussi peu histologiques que possible, l'auteur considère la caroncule comme représentant le lobe céphalique. Pourtant, un peu plus loin, il constate que les yeux sont placés à côté de la caroncule et même très loin, ce qui ferait penser que le lobe céphalique est formé par quelque chose de plus que la caroncule. Il dit à propos des yeux que, s'il y a une paire dorsale et une paire ventrale, c'est que les premiers servent comme organe de vision du côté dorsal, les autres sont placés de manière à ce que l'animal s'en serve du côté ventral. Il parle de l'homologie de la caroncule des *Euphrosyne* avec le tentacule impair et unique de *Spinther*, faisant ainsi d'un appendice l'homologue du lobe céphalique tout entier.

Racovitza (**94**) étudie l'innervation des différents organes qui se trouvent à l'extrémité antérieure des *Euphrosyne* et arrive à démontrer l'homologie parfaite de ces organes avec ceux des Amphinomiens en particulier et des Polychètes rapaces en général.

Extérieur (fig. 7-8).— L'extrémité antérieure du corps, chez cette espèce, est terminée en biseau, la face supérieure et la face inférieure s'inclinant l'une vers l'autre. Sur les côtés sont des groupes de branchies et des soies, de sorte qu'il ne reste aux extrémités terminales que la partie médiane qui soit dépourvue d'appendices. Cette partie est occupée, du côté antérieur et jusqu'au niveau du cinquième segment, par la région céphalique de l'animal.

Du côté dorsal (fig. 7), on aperçoit une grosse masse (*OrgN*) s'étendant du second jusqu'au cinquième segment. En avant de celle-ci, un appendice cirriforme, impair (*Ai*), flanqué de chaque côté d'un gros œil (*Oe. p*); en avant, une crête aplatie qui contourne l'extré-

mité antérieure pour passer sur la face ventrale. Pas très loin de l'extrémité, sur cette face, se voient encore deux taches pigmentées (fig. 8, *Oe.a*), en arrière de celles-ci deux appendices (*Ae*), de chaque côté de la ligne médiane et plus en arrière, s'étendant jusqu'à l'orifice buccal, deux gros coussinets arrondis (*P*).

Je vais reprendre en détail chacune de ces parties.

Les deux taches pigmentées dorsales, comme les deux ventrales, ce sont les quatre *yeux* de l'animal. Les deux yeux dorsaux sont plus gros que les yeux ventraux, mais tous les quatre sont pourvus de cristallin. Entre les yeux dorsaux se trouve un appendice qui n'est autre que l'*antenne impaire*. De forme cylindrique, cet appendice très épais, sans cératophore, est surmonté d'un petit article terminal en forme de bouton. Les deux appendices ventraux sont les *antennes paires ;* beaucoup plus minces que l'antenne impaire, elles atteignent à peine la moitié de sa longueur. Entre l'antenne impaire et les coussinets prébuccaux se trouve une crête aplatie, en forme de bandelette, contournant l'extrémité antérieure et pourvue d'un très léger renflement médian et longitudinal. Cette bandelette est une partie de la *région sincipitale* très déformée.

Sur la face ventrale et limitant la bouche (*B*) en avant, sont les deux coussinets arrondis, charnus, qui ne sont autres que les *palpes* (*P*). En arrière de l'antenne impaire et sur la ligne médiane, s'étendant jusqu'au cinquième segment, se trouve une crête très élevée et charnue, *l'organe nucal* ou *la caroncule* (*OrgN*). Le profil (fig. 8) de l'organe laisse apercevoir un contour supérieur formé par une ligne courbe, les extrémités de la ligne s'inclinant fortement en avant et en arrière. Un sillon très profond, situé de chaque côté et près de la base, divise l'organe en trois lobes, dont l'un supérieur et médian (*OrgN.lm*) est plus gros que les deux lobes latéraux (*OrgN.ll*) aplatis, et le dépassant latéralement. En coupe transversale l'organe aurait la forme d'un trèfle à trois branches. A la surface de l'organe se trouvent les *gouttières ciliées* (*Vb*), dont la disposition est constante chez tous les échantillons de cette espèce. Le lobe médian est pourvu de deux

gouttières de chaque côté; ces appareils parcourent toute sa longueur et les deux qui se trouvent d'un même côté sont d'abord parallèles, puis tendent à converger du côté antérieur. Chacun des lobes latéraux antérieurs possède deux gouttières longitudinales, l'une en dedans du sillon de séparation, l'autre sur la face externe du lobe. Cette dernière contourne l'œil et passe ininterrompue sur la région sincipitale, qu'elle parcourt dans toute sa longueur en passant sur sa face ventrale, et elle ne s'arrête qu'en avant des yeux inférieurs.

Anatomie (fig. 9-13). — Dans cette partie de l'extrémité antérieure du corps, que j'ai décrite comme lobe céphalique, on retrouve les mêmes éléments constituants que chez la forme normale. L'épiderme est plus ou moins épaissi suivant que ses cellules se sont transformées en organes des sens ou en organes glandulaires, ou bien qu'elles remplissent un rôle simplement protecteur comme sur les autres parties du corps. A l'intérieur se trouve une cavité très divisée, le cœlome du lobe céphalique. On y trouve aussi des muscles, l'encéphale et des glandes.

Le *cerveau moyen* (*Cm*) forme une grosse masse antérieure, de forme irrégulière et pourvue de ganglions nombreux. Il y a deux ganglions dorsaux, les ganglions optiques supérieurs, entre lesquels et un peu avant, se trouve un petit renflement où aboutit le nerf de l'antenne impaire (*Nai*) ; du côté ventral prennent naissance les ganglions optiques des yeux inférieurs. Un peu en arrière de ces lobes se détachent les deux nerfs des antennes impaires (*Nae*) ; en avant dans cette partie qui correspond à l'extrémité terminale du lobe céphalique, le cerveau moyen est en communication avec tout l'épiderme de la région sincipitale. En arrière, à l'opposé de ce point, sont deux lobes très gros mais peu proéminents. C'est sur les flancs du cerveau moyen que prennent naissance les connectifs (*Cntf*). Ces fortes branches nerveuses ont un parcours presque horizontal jusqu'à leur réunion avec la chaîne ventrale (*Ch. g*). La région centrale du cerveau moyen est formée par la substance ponctuée ; la région corticale

est occupée par des cellules nerveuses ganglionnaires de petite taille, à l'exception de l'endroit où prennent naissance les connectifs, où l'on trouve des cellules géantes. La région postérieure du cerveau, celle qui forme les deux lobes peu proéminents, contient un pigment jaunâtre (*pg*).

Le *cerveau antérieur* (*C a*) est tout à fait ventral ; il ne peut être extérieurement séparé du cerveau moyen, avec lequel il paraît ne former qu'une seule masse. Le gros nerf ventral (*Np*) qui se rend aux palpes de chaque côté de la ligne médiane indique cependant son existence. La communication de la substance ponctuée qui en occupe le centre avec la substance ponctuée correspondante du cerveau moyen se fait sur un large espace ; il en est de même pour la couche corticale des cellules ganglionnaires, qui sont aussi de petite taille. Quelques faisceaux de fibres s'en vont dans le connectif (*Cntf*). Les palpes (*P*) ont une paroi très épaisse et les cellules sensitives de forme très allongée y sont nombreuses. Les cellules glandulaires ont pris un développement tellement considérable qu'elles ont donné lieu à la formation d'un véritable organe (*Gl. P*) ; leur base renflée s'est en effet énormément allongée et a pénétré dans la cavité générale en refoulant le péritoine. Les cellules de chaque palpe se sont ainsi réunies en une masse plurilobée, située de chaque côté de la ligne médiane et en arrière du cerveau. Le péritoine refoulé leur constitue une membrane commune, mais chaque cellule a gardé son orifice externe primitif débouchant à la surface des palpes.

Le *cerveau postérieur* (*Cp*) se présente comme deux masses arrondies, très bien délimitées, situées au-dessus du cerveau moyen. Elles communiquent en avant avec ce dernier, mais sont libres en arrière et du côté dorsal. C'est de ce côté aussi que chacune des masses est en rapport avec un très gros nerf (*Nn*) qui, très vite, se divise en deux branches dont l'inférieure (*Nn. i*) innerve le lobe latéral de la caroncule, et la supérieure (*Nn. s*) se rend à la moitié correspondante du lobe moyen de la caroncule. Ces deux nerfs, au moment où ils se séparent l'un de l'autre, se recourbent brusquement en angle droit.

Le pigment (*pg*) jaune, dont j'ai signalé la présence dans le cerveau moyen, est ici extrêmement abondant et forme une calotte hémisphérique à l'extrémité postérieure de chacun des lobes.

Rapport du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — Si chez *Eurythoe* cette question présentait quelque difficulté, la difficulté est bien plus grande dans le cas d'*Euphrosyne*. Le lobe céphalique paraît, suivant l'expression d'Ehlers, comme un coin enfoncé entre les segments, les séparant complètement en deux parties égales. Du côté dorsal (fig. 7), le premier segment (I) est réduit à une petite bande tout à fait antérieure, l'axe de ses parapodes étant parallèle au plan sagittal du corps ; la même disposition est réalisée, avec moins de netteté pourtant, dans le second segment (II). Les troisième et quatrième (III et IV) chez les jeunes, et même le cinquième chez l'adulte, ont leurs deux moitiés plus ou moins obliques, mais cependant se rapprochent plus de la forme normale. Le cinquième chez les jeunes et le sixième chez les adultes sont tout à fait normaux et ne présentent pas de solution de continuité.

Sur la face ventrale, le même phénomène se présente ; les deux moitiés du second segment, mais surtout celles du premier, ont leur plan presque parallèle au plan sagittal du corps. Ces deux segments paraissent séparés au milieu par les palpes ; les troisième et quatrième segments sont interrompus dans leur milieu par la bouche qui arrive jusqu'au cinquième segment, en empiétant même légèrement sur ce dernier.

Les rapports du lobe céphalique avec les premiers segments, tels qu'ils viennent d'être exposés, ne sont que les rapports apparents. En réalité, les premiers segments anormaux contournent simplement sur la face dorsale le bord postérieur de l'organe nucal, et sur la face ventrale l'orifice buccal. Sur des coupes longitudinales on voit nettement la paroi postérieure de l'organe nucal en continuation directe avec la paroi dorsale des segments. Cette dernière partie a été simple-

ment étirée et très amincie, mais, morphologiquement, l'organe nucal se trouve, ici comme partout ailleurs, à la limite antérieure du premier segment et sur la face postérieure du lobe céphalique.

Il en est de même sur la face ventrale. Il est facile de voir que le milieu du quatrième segment et la partie antérieure de la région moyenne du cinquième se sont plissés longitudinalement, ont perdu leur sillon intersegmentaire et se sont enfoncés dans le vestibule buccal. Les trois premiers segments ont subi la même modification, mais d'une manière plus complète.

Ce qui prouve encore l'exactitude de cette interprétation, c'est que tous ces segments reçoivent leurs nerfs de la grosse masse nerveuse sous-œsophagienne (résultant de la coalescence de plusieurs ganglions), chose qui ne pourrait arriver si réellement les segments étaient interrompus sur leur ligne médiane. Il est donc certain que la bouche a conservé ses rapports ordinaires et qu'elle est, comme toujours, limitée en avant par la région palpaire et en arrière par le bord antérieur du premier segment.

Comparaison du lobe céphalique des *Euphrosyne* avec celui des *Eurythoe*. — Il est facile de voir, d'après ce qui vient d'être dit, que les différences présentées par les deux genres se font sentir dans la situation et la forme respective des organes, et non dans leur valeur morphologique. Dans les deux cas on a une région sincipitale pourvue de quatre yeux et de trois antennes ; seulement cette région est divisée en deux chez *Eurythoe*, tandis que, chez *Euphrosyne*, elle a la forme d'une bandelette contournant l'extrémité antérieure du corps. Chez cette dernière aussi, une partie de la région antérieure, au lieu de rester dorsale est devenue ventrale, mais les organes ont gardé entre eux les mêmes rapports que chez *Eurythoe*. L'antenne impaire est située aussi entre les yeux postérieurs. Les antennes paires sont aussi placées en avant des yeux antérieurs, dans le cas d'*Euphrosyne*, des yeux ventraux. Il s'est produit chez cette dernière forme, un très fort allongement de la partie de la région sincipitale, qui correspond chez

Eurythoe à l'espace compris entre les quatre yeux. Ces changements, mais aussi cette constance dans les rapports de différentes parties, se manifestent également dans le cerveau moyen d'*Euphrosyne*. La partie moyenne a subi un étirement en rapport avec l'étirement de l'aire sincipitale qu'elle doit innerver ; mais les ganglions et les nerfs ont gardé les mêmes connexions que chez *Eurythoe*.

La région palpaire d'*Euphrosyne* a subi une notable réduction si on la compare à celle d'*Eurythoe*, mais en revanche les palpes, qui la représentent en son entier chez la première, sont mieux individualisés et mieux séparés de la région sincipitale. Les stylodes des palpes manquent chez *Euphrosyne*. Le cerveau antérieur, par contre, est intimement soudé au cerveau moyen chez *Euphrosyne* ; il est plus réduit que chez *Eurythoe* et au lieu d'être inférieur et antérieur, il est devenu tout à fait ventral et postérieur.

La région nucale est presque identique dans les deux genres ; la caroncule est divisée par deux sillons dans un cas comme dans l'autre, seulement la division est plus prononcée chez *Euphrosyne*. Si cette dernière a en plus deux gouttières ciliées sur le lobe médian et une gouttière sur chaque lobe latéral, il lui manque les petits sillons en forme d'arc qui se trouvent sur la face supérieure du lobe moyen de la caroncule d'*Eurythoe*. Les différentes petites gouttières ciliées qui, chez cette dernière, sillonnaient les deux régions du lobe céphalique, sont remplacées, chez *Euphrosyne*, par deux gouttières parallèles qui sillonnent toute la région sincipitale. Le cerveau postérieur présente des différences plus considérables qui cependant n'empêchent pas la stricte homologation de cet organe dans les deux genres. Il forme une masse compacte, bilobée, donnant deux troncs nerveux très nets chez *Euphrosyne* ; il est à l'état diffus, pour ainsi dire, chez *Eurythoe*. Cette dissemblance doit être attribuée à une différence de degré d'organisation, le ganglion diffus représentant un stade plus primitif que le ganglion concentré et nettement individualisé. Il reste à signaler la différence de position. Il est en effet nettement postérieur chez *Eurythoe* et nettement supérieur et dorsal chez *Euphrosyne*, mais en

cela cet organe n'a fait que suivre la torsion générale subie par tout le lobe céphalique.

Causes de la déformation du lobe céphalique d'*Euphrosyne*. — J'ai mentionné, dans la description d'*Eurythoe*, que les parapodes antérieurs tendent à placer leur axe parallèlement au plan sagittal du corps, et l'on a pu voir aussi que chez cette espèce, le milieu de la face ventrale et dorsale des premiers segments a subi une notable réduction. Cette position des parapodes est très favorable aux Polychètes qui ont à fouir dans la vase, qui doivent creuser des galeries, comme c'est le cas pour *Eurythoe*. La tendance bien manifeste dans ce genre n'a fait que s'accentuer chez *Euphrosyne*, mais pour une cause probablement différente à celle qui lui a donné naissance. Le genre *Euphrosyne*, dérivé de formes fouisseuses, est devenu un animal habitant les excavations des roches et incapable de fouir ; mais la tendance acquise héréditairement de sa souche originelle a été augmentée par la vie sédentaire que mène l'animal. Lang (**88**) a montré que tous les animaux fixés tendent à prendre une symétrie radiaire, et dans le cas présent, le redressement des parapodes en avant ne peut être que favorable à l'animal qui peut présenter ainsi aux ennemis une surface entièrement hérissée de piquants. A l'extrémité postérieure, le même phénomène s'est produit, mais en sens inverse ; aussi sur toute la surface de l'animal se trouvent disposés les piquants aigus et calcaires. Il va sans dire qu'il faut prendre cette explication pour ce qu'elle peut être, c'est-à-dire pour très incertaine, étant donné le peu d'observations qu'on a encore à ce sujet sur les Amphinomiens.

Résumé. — Le lobe céphalique d'*Euphrosyne* est formé par trois régions sensitives nerveuses : une *région sincipitale* en forme de bandelette allongée faisant le tour de l'extrémité antérieure du corps ; à cause de cette situation, ses organes sont placés sur le dos et sur la face ventrale. Il y a, en effet, une antenne impaire située

entre et un peu en avant d'une paire d'yeux, ceux-ci du côté dorsal, et du côté ventral une autre paire d'yeux, et plus en arrière deux antennes paires. Le cerveau moyen est allongé et antérieur; il donne du côté dorsal deux nerfs optiques et le nerf de l'antenne impaire, et du côté ventral deux nerfs optiques aussi et deux nerfs antennaires.

La *région palpaire* est limitée aux palpes qui reçoivent chacun un nerf très gros du cerveau antérieur, ici ventral et postérieur.

La *région nucale* supporte un organe nucal, ou caroncule, trilobé, dont le lobe médian est pourvu de quatre gouttières ciliées longitudinales et chacun des lobes latéraux de deux gouttières, dont l'externe se continue sur la région sincipitale jusqu'aux yeux ventraux. Le cerveau postérieur est ici supérieur et formé par deux lobes bien délimités qui fournissent chacun un nerf pour l'organe nucal, nerf qui se divise en deux troncs parallèles.

Les rapports du lobe céphalique ainsi constitué, avec les segments somatiques, sont les rapports normaux que cette région du corps possède chez tous les Polychètes. L'apparence contraire est due au redressement en avant des parapodes des quatre ou cinq premiers segments. Comparé avec le lobe céphalique d'*Eurythoe*, le lobe céphalique d'*Euphrosyne* montre la plus stricte homologie. Les différences sont peu considérables, les plus fortes étant la situation un peu autre des différentes parties et l'absence de stylodes palpaires chez cette dernière.

Les modifications présentées par le lobe céphalique des Euphrosynes ont été attribuées, avec quelque doute il est vrai, d'abord à la tendance héréditaire acquise, tendance qu'on a pu constater aussi chez *Eurythoe* et qui se manifeste par le redressement des parapodes antérieurs. Cette disposition héréditaire a pu être augmentée par la vie sédentaire que mène *Euphrosyne*. Quoi qu'il en soit, le genre *Euphrosyne* doit être considéré comme l'aboutissant de l'évolution d'un rameau de la famille des Amphinomiens.

b) Position systématique du genre Euphrosyne.

Savigny (**20**, p. 15), le créateur du genre *Euphrosyne*, le classe dans la famille des *Amphinomiens*, qui rentre dans l'ordre des *Annélides néréidés*.

Cette manière de voir est partagée par presque tous les auteurs jusqu'à l'époque actuelle, à l'exception de quelques-uns énumérés ci-après.

Williams (**51**, p. 174) cite dans son rapport, à propos du liquide sanguin, entre autres familles, la famille des *Euphrosynidés*. C'est pour la première fois qu'on rencontre ce nom de famille, mais cet auteur n'en a pas donné de caractéristique. C'est avec juste titre qu'on donne la paternité de la famille à

Kinberg (**58**, p. 14). Cet auteur, qui ne paraît pas avoir eu connaissance de la mention de Williams, caractérise la famille de la manière suivante : « Lobus cephalicus compressus; antennæ et palpi nulli, branchiæ in segmento quoque plures; pedes cristæformes, transversa. » Cette caractéristique, comme on peut le voir, est tout à fait inexacte.

Sars M. (**62**, p. 58) n'accepte pas la nouvelle famille. Il soutient avec raison que les différences présentées par les parapodes et les branchies sont insuffisantes pour séparer *Euphrosyne* des Amphinomiens, et les autres caractères que donne Kinberg, c'est-à-dire l'absence de palpes et d'antennes, reposent sur une inexacte observation et non sur les dispositions réelles. Ces considérations sont tellement probantes que

Kinberg (**67**, p. 83-91) revient sur son opinion et fait des *Euphrosyne* un simple genre d'Amphinomiens.

Malmgren (**67**, p. 127) place aussi *Spinther* dans la famille des Euphrosynidés.

Malgré la rétractation de Kinberg, certains auteurs ont continué à classer *Euphrosyne* à part; cependant, la majorité n'a pas admis cette famille. Parmi les derniers auteurs qui se sont occupés de la question,

Levinsen (**84**, p. 123) admet la famille des Euphrosynidés, mais en ajoutant que c'est dans un but plutôt pratique, et y place, comme Malmgren, le genre *Spinther*.

Mac Intosh (**85**, p. 1) maintient la famille des Euphrosynidés et donne comme diagnostic « leur forme courte, ovoïde, rendue épineuse par des soies caractéristiques, les rangées de branchies dorsales et la tête caronculée ».

On a vu, dans la partie consacrée à l'anatomie du lobe céphalique, qu'il fallait considérer *Euphrosyne* comme un rameau du tronc des Amphinomiens, évolué dans une direction très définie.

Euphrosyne nous présente une forme adaptative très spécialisée qui ne peut être considérée, étant complètement isolée, comme le commencement d'un groupe, ce qui justifierait plus ou moins sa séparation des Amphinomiens. C'est une forme complètement isolée, puisque, comme on le verra plus tard, *Spinther* n'a aucune relation directe avec elle.

Il me semble donc inutile et même fâcheux de séparer *Euphrosyne* des Amphinomiens et de détruire ainsi la limitation très naturelle de cette famille.

Ces résultats systématiques, qu'on peut tirer de l'étude du lobe céphalique, sont confirmés par l'étude des autres organes ; il n'y a pas lieu ici d'insister sur ce sujet, mon étude se bornant autant que possible au lobe céphalique.

2° *Spinther miniaceus* Grube.

(Pl. III, fig. 22-26.)

a) Lobe céphalique.

Historique. — V. Graff (**88**) a fait une monographie systématique et anatomique de tous les *Spinther* connus ; on y trouvera aussi l'historique très complet de la question, ce qui me dispense de le refaire ici.

V. Graff décrit à l'extrémité antérieure du corps une raie médiane nue, sur laquelle, du côté dorsal, se trouve le tentacule, et juste en dessous, sur la face ventrale, la bouche. Les segments ayant la forme de coins, cet orifice est situé en réalité en arrière du premier segment terminal et à contour triangulaire, et non pas dans le troisième segment, comme cela paraît à première vue.

Le cerveau, qui est situé en dessous du tentacule, est formé par trois lobes antérieurs et trois lobes postérieurs. Le lobe impair antérieur fournit les deux nerfs optiques, les lobes latéraux servent d'origine aux connectifs. Les deux nerfs pharyngiens prennent naissance chacun dans le lobe médian postérieur.

La coupe du tentacule montre une ressemblance assez grande avec la coupe des lamelles dorsales, seulement l'épiderme est moins bien délimité du côté interne, et la cavité interne du tentacule est remplie de tissu conjonctif. Des muscles, provenant des septa dorso-ventraux du segment

céphalique, pénètrent à l'intérieur du tentacule et en font un organe très contractile.

La forme elliptique des *Spinther*, comme celle d'*Euphrosyne* et comme celle des *Myzostoma*, qu'il considère comme voisines des premiers, est due au genre de vie sédentaire de ces animaux.

Mac Intosh (**94**, p. 57) prétend que la caroncule des *Euphrosyne* est l'homologue du tentacule des *Spinther*, seulement la structure de ce dernier est moins complexe.

Racovitza (**94**) soutient que, chez *Spinther*, les palpes, les antennes paires et la caroncule des Amphinomiens ont disparu, et que seule l'antenne impaire persiste. Le genre *Spinther* n'a de commun avec *Euphrosyne* que la dérivation d'Amphinomiens à corps allongé, mais leur filiation n'est pas directe. Il admet l'opinion de v. Graff, que la forme elliptique de ces animaux est dérivée d'une forme allongée, et il admet aussi que c'est la vie sédentaire qui a amené ces changements.

Extérieur (fig. 22-23). — *Spinther miniaceus* a une forme presque régulièrement elliptique, et suivant l'expression de v. Graff, les lames dorsales forment du côté antérieur et postérieur deux points de convergence, les foyers de l'ellipse. Le grand axe est cependant dépourvu de lames; il forme une bande unie sur la ligne médiane dorsale, sur laquelle se trouve située *l'antenne* (fig. 22, *Ai*) avec les *yeux* de l'animal. Cet appendice, qui décèle à l'extérieur la présence d'un lobe céphalique, est situé un peu en arrière de l'extrémité antérieure, entre le prolongement de la seconde et de la troisième lame dorsale. Il présente un sommet conique, un milieu légèrement renflé, et une base un peu rétrécie; très mobile, cet appendice, rabattu en avant, arrive jusqu'à la base de la première lame. Quatre *yeux* sont situés à l'endroit où il s'insère sur la paroi dorsale; deux situés en avant (*Oe. a*) et deux autres situés en arrière de sa base. En avant de l'appendice, l'espace sans lamelles contourne l'extrémité antérieure et va jusqu'à la bouche. A sa surface, à partir d'une certaine distance de l'extrémité antérieure sur la face dorsale, et sur toute son étendue à la face ventrale, se trouvent disposés des bouquets de cils (fig. 24, *Vf.*) que ni v. Graff, ni les auteurs antérieurs ne mentionnent. Ces petits appareils ont une

disposition très régulière; ils forment des rangées transversales successives qui sont plus importantes du côté ventral que du côté dorsal. La bouche (fig. 23, *B*) est située en face du troisième parapode. Elle est pourvue, en avant et en arrière, d'une lèvre formée par un épaississement de l'épiderme.

C'est tout ce qu'on peut constater à l'extérieur ; je vais passer maintenant à l'étude anatomique de cette région.

Anatomie (fig. 24-26). — L'encéphale (*C*) est situé en avant et en dessous de l'appendice impair. Il est pourvu de lobes nombreux qui lui donnent une apparence bosselée. On peut y distinguer une partie centrale formant sa masse principale. Cette partie, située en avant de l'appendice impair, forme du côté antérieur une proéminence, à bord antérieur obtus, qui du côté postérieur et inférieur se prolonge en deux gros lobes se continuant à leur tour par les connectifs (*Cntf*). En haut et en arrière, cette masse centrale forme quatre lobes bien développés, les quatre ganglions optiques. Entre les ganglions optiques antérieurs et les ganglions optiques postérieurs, un nerf bien développé se rend de chaque côté à l'appendice impair (*Ai*). Du côté tout à fait postérieur et en dedans des ganglions optiques, deux petits lobes se continuent en deux nerfs pharyngiens.

Les cellules ganglionnaires forment, dans l'encéphale ainsi constitué, une enveloppe antérieure, supérieure et latérale ; la substance ponctuée est surtout développée en arrière et en bas.

Les yeux sont tous les quatre pourvus de cristallin. A leur limite postérieure s'effectue le contact avec le lobe optique, ce qui fait qu'à cet endroit le cerveau est en relation directe avec l'épiderme. Le nerf optique qui occupe le centre du ganglion est extrêmement court.

L'antenne (*Ai*) est creuse, sa paroi est formée de cellules de soutien et de cellules glandulaires, avec, à la partie inférieure, une accumulation de cellules nerveuses. C'est, au fond, une structure identique à celle d'une paroi d'organe sensitif quelconque. L'extré-

mité possède une paroi beaucoup plus épaisse, et les cellules qui la composent sont très allongées et prennent tout à fait le caractère des cellules qui forment les cirrostyles des antennes chez les autres Polychètes. Les cellules de la paroi forment comme toujours une membrane basale, qui ici n'a pas acquis encore une individualité bien marquée, car les fibres qui la composent forment un tissu lâche.

La cavité interne de l'appendice communique avec la cavité générale céphalique, et donc aussi avec la cavité générale du corps. Cette cavité cependant est presque virtuelle, car elle est remplie par un tissu (*Fm. Mo*) ayant l'apparence parenchymateuse, que v. Graff a appelé *tissu conjonctif*. C'est un tissu formé de fibres ramifiées, accolées les unes aux autres, et formant des mailles irrégulières. Tous ces filaments prennent leur origine, par trois ou quatre, autour d'une partie allongée contenant un noyau. Regardé de plus près, on voit que cet enchevêtrement n'est produit que par l'état de contraction dans lequel se trouve l'appendice impair, et que la disposition des fibres est en réalité régulière. On voit, en effet, chaque élément cellulaire filamenteux, qui forme le prétendu tissu conjonctif, s'unir d'un côté à la membrane basale au moyen de filaments qui s'intriquent avec les filaments des cellules épidermiques, et d'un autre côté, ces éléments se réunissent en petits groupes, de plus en plus nets vers la base de l'appendice. A cet endroit, ils forment deux faisceaux (*Fs. Mo*), assez larges, situés en dedans des ganglions optiques postérieurs, et passant entre eux. Ils embrassent la partie postérieure de l'encéphale et vont s'insérer, de chaque côté de la trompe, sur des plis du vestibule buccal. Dans le trajet, à partir de l'encéphale jusqu'à leur insertion externe, ces fibres de grêles et incolores qu'elles étaient dans l'appendice impair, deviennent plus épaisses et sont fortement colorées par l'éosine. Les noyaux plus petits et légèrement ovalaires à l'intérieur de la cavité de l'appendice sont très allongés et très grands à l'extérieur.

La description qu'on vient de lire et les figures qui accompagnent ce mémoire feront immédiatement comprendre que ce tissu n'est

pas du tissu conjonctif, comme le veut v. Graff, mais que c'est un amas de véritables fibres musculaires.

La structure des petites cupules ciliées, qui forment des rangées à l'extrémité antérieure du sillon céphalique, est extrêmement simple. On remarque sur des coupes (fig. 26), passant à travers la cupule, que la cuticule s'amincit beaucoup pour laisser passer les cils vibratiles que fournit une grosse cellule (*Cl. v*), pourvue d'un noyau très grand et complètement rond. La chromatine est distribuée en toutes petites sphérules, les nucléoles manquent, le plasma est finement granulé. Ces cellules, qui forment les cupules ciliées, sont bordées tout autour par les cellules de soutien ordinaires (*Cl. s*) de l'épiderme. Les cellules de soutien sont beaucoup plus minces et possèdent un noyau ovale, à chromatine distribuée en grains grossiers.

En dedans de la crête céphalique, lorsqu'on a dépassé l'épiderme avec ses cellules ciliées, on ne trouve sur la basale que des fibres musculaires formant, surtout du côté antérieur, un treillis serré. Les éléments musculaires ressemblent assez aux fins éléments qu'on a appris à connaître à l'intérieur de la cavité antennaire.

Je tiens à signaler encore de petits amas de pigment qui se trouvent dans l'épiderme en avant de la bouche. Chaque amas est formé par des sphérules jaunes, intimement accolées ensemble, sphérules qui, à l'exception de la couleur, n'ont rien de commun comme aspect avec le pigment oculaire. La signification de ces amas de pigment m'est complètement inconnue.

Rapport du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — V. Graff considère les segments comme ayant la forme de coins. Il compte un segment antérieur dépourvu de lames dorsales qui serait le premier segment du corps ; c'est en arrière de ce segment que se trouverait la bouche.

Cette conception n'est pas tout à fait exacte. Le « premier segment » n'a pas en réalité la forme de coin, et puis, c'est une partie du lobe céphalique comme on le verra plus tard. Le premier seg-

ment du corps est pourvu, comme tous les autres, de deux lames dorsales, et ses moitiés droite et gauche sont dirigées en avant de manière à être presque parallèles à l'axe longitudinal du corps ; ces deux moitiés de segment ont bien la forme de coins. Les deux moitiés du second ont la même forme, mais sont placées un peu plus obliquement. La situation des deux moitiés du troisième segment est presque transversale et celle du quatrième l'est tout à fait. Plus les moitiés de segment se placent dans le plan transversal du corps et plus l'expression de segments en forme de coin devient inexacte. En effet, dans le quatrième segment par exemple, les deux moitiés s'unissent sur la ligne médiane suivant un espace assez considérable. Cet espace diminue dans les segments antérieurs, mais on ne doit pas moins considérer les deux moitiés de ces segments, non comme présentant une solution de continuité, mais comme réunis par un pont de substance aussi peu important qu'on voudra l'imaginer.

Revenons maintenant à ce que v. Graff appelle le *premier segment.*

Sur les coupes transversales on voit que ce « premier segment » est limité sur les côtés, jusqu'aux environs de la bouche et de l'antenne, par des tractus musculaires dorso-ventraux et par les bulbes sétigères du premier segment. Ces organes constituent deux parois parallèles limitant entre elles un espace en communication ouverte avec la cavité générale du corps ; souvent même les produits génitaux mâle et femelle y sont accumulés. Cette cavité contient plusieurs organes : d'abord tout à fait en avant des muscles qui suivent le contour de la paroi et d'autres muscles qui croisent les premiers en formant des tractus obliques ; on trouve ensuite la poche pharyngienne (fig. 20, *Tr*) qui occupe strictement l'espace décrit et qui s'étend d'une certaine distance en arrière de l'extrémité antérieure, jusqu'en arrière de l'antenne ; au-dessous de cet organe se trouve l'encéphale, qui, comme on sait, est placé en avant de l'antenne. Rien de ce que j'ai décrit ne rentre dans la catégorie des organes pairs ; même les muscles forment une masse dont la disposition présente

un centre unique. Il n'est donc pas possible de considérer cette région comme faisant partie de la région métamérique du corps. Il résulte de là que le premier segment vrai doit se trouver en dehors de cette région ; il faut le considérer comme ayant contourné cette partie, sa moitié postérieure s'étant étirée et très fortement amincie. Il en est de même des deuxième et troisième segments, mais dans une proportion beaucoup moindre ; comme je l'ai déjà dit, le quatrième est normal. La vérification de ces interprétations peut être donnée aussi par l'étude des dissépiments musculaires, car elle mène exactement au même résultat.

Comparaison du lobe céphalique des *Spinther* avec celui des *Euphrosyne* et des *Eurythoe*. — Comme on l'a vu dans les paragraphes précédents, le lobe céphalique du type normal, ainsi que celui du premier type anormal, était délimité de la façon suivante : latéralement par les sillons intersegmentaires ou les dissépiments du premier segment et par les bulbes sétigères parapodiaux ; en arrière par le bord postérieur de l'organe nucal, considéré à son insertion, et par la bouche. Si l'on délimite de la même manière la région antérieure, le « premier segment » de v. Graff, chez *Spinther*, on obtient une région comparable à celle mentionnée plus haut, mais qui présente cependant des différences importantes. On doit constater d'abord la disparition complète de toute la région sensitive antérieure ou région palpaire ; cette région sensitive a été remplacée par une région indifférente. La région nucale a disparu de même et il n'en reste plus de trace, mais la région sincipitale existe, la présence des yeux suffit à le démontrer. Ces organes sont facilement homologables avec les organes correspondants des Amphinomiens.

La question de l'appendice impair demande à être examinée de plus près. Comme on l'a déjà dit, c'est un appendice creux, possédant à son intérieur un appareil musculaire très bien développé ; il est donc plus qu'une simple antenne et ne peut être homologué, du moins en son entier, avec l'organe correspondant d'*Eurythoe*. Il doit

être considéré comme le produit de l'étirement de la partie sincipitale qui se trouve située entre les quatre yeux. L'antenne impaire d'*Eurythoe* serait seulement l'homologue de la partie tout à fait supérieure, le faible cératostyle de cet organe ; la base représenterait toute la surface de la région supérieure du lobe céphalique d'*Eurythoe*. L'organe impair du *Spinther* serait homologue aussi avec tout le grand espace compris entre les yeux supérieurs et les yeux inférieurs d'*Euphrosyne*. Les muscles qui se trouvent dans l'organe seraient naturellement homologues des muscles dorso-ventraux de la région sincipitale, et la continuation de la même bande musculaire que j'ai décrite chez *Euphrosyne* à l'intérieur de la caroncule. La présence des gouttières ciliées sur le reste du lobe céphalique, maintenant on peut l'appeler ainsi, montre que des restes de propriété sensitive se sont conservés dans cette région. Ces gouttières peuvent aisément être comparées aux gouttières qui se trouvent sur la région sincipitale aussi bien chez *Euphrosyne* que chez *Eurythoe*.

L'étude du cerveau conduit au même résultat ; il n'est plus possible de retrouver ni le cerveau antérieur, ni le cerveau postérieur; seul le cerveau moyen est représenté et ses lobes ont gardé la même disposition que chez *Eurythoe* et que chez *Euphrosyne*. Les deux nerfs, qui innervent l'appendice impair, se rendent entre les ganglions optiques antérieurs et postérieurs, ce qui justifie pleinement l'interprétation donnée de cet appendice.

Cause de la déformation du lobe céphalique des *Spinther*. — Les causes de cette transformation doivent être attribuées, comme pour *Euphrosyne*, à la vie sédentaire que mène ce Polychète. Vivant dans les oscules des *Esperella* et autres Éponges, l'animal se fixe avec ses crochets pointus et recourbés, à la paroi du corps de son hôte et ne bouge plus de l'endroit qu'il a choisi. Sa nourriture est formée exclusivement de la chair de l'Éponge, comme le montre la grande quantité de spicules qui remplissent son tube digestif. Cet animal

est un vrai parasite et il a subi le sort commun des parasites, c'est-à-dire une réduction très forte du système nerveux.

J'ai assez insisté à propos d'*Euphrosyne* sur les conséquences de la vie sédentaire au point de vue de la symétrie radiaire pour ne plus avoir à y revenir.

Résumé. — Le lobe céphalique des *Spinther* a la forme d'une bande étroite limitée par les parapodes du premier segment qui se sont placés dans un plan parallèle au plan sagittal du corps. La *région sincipitale* est la seule région qui soit nettement représentée. Elle porte quatre yeux situés à la base d'une antenne impaire, pourvue d'un cératostyle très peu développé et d'un cératophore constituant presque toute sa longueur. Sur le reste de la surface du lobe céphalique se trouvent des petites fossettes ciliées, probablement homologues des fossettes ciliées de la région sincipitale des autres Amphinomiens.

Le cerveau est réduit au cerveau moyen et il est pourvu de quatre ganglions optiques et de deux nerfs antennaires. Les rapports du lobe céphalique avec les premiers segments du corps sont normaux, c'est-à-dire que la bouche est située toujours en arrière du lobe céphalique qui est limité en arrière, et du côté dorsal, par le bord extérieur du premier segment.

La comparaison avec *Eurythoe* et *Euphrosyne* a montré d'un côté une ressemblance par l'homologie des régions sincipitales et une différence constituée par l'absence de région palpaire et nucale. Ces modifications sont dues à la vie sédentaire et parasitaire que mène cet animal.

b) Position systématique du genre Spinther.

Johnston (**45**, p. 10) place *Spinther* dans la famille des Aphroditiens, ce qui, dit-il, ne fait aucun doute. Il constate qu'ils sont dépourvus d'élytres, ce qui les rapproche du genre *Palmyra*.

Sars M. (**50**, p. 120) rapproche *Spinther* des *Euphrosyne*.

Grube (**50**, p. 39) rapproche ce genre des Amphinomiens ou Chloræmiens (!).

Sars M. (**62**, p. 54) fait remarquer qu'il a été le premier à placer le genre *Spinther* parmi les Amphinomiens; il considère *Euphrosyne* comme la forme la plus rapprochée.

Quatrefages (**65***a*, p. 594) place le genre *Spinther* dans la famille des Chloræmiens, parmi les *Incerte sedis* et le genre *Cryptonota* de Stimpson (*Cryptonota citrina* = *Spinther Oniscoïdes* Johnston), comme *Incerte sedis* parmi les Amphinomiens (!).

Le même auteur (**65**, t. I, p. 486-487) répète la même chose pour le genre *Spinther*, et place au même endroit (p. 412) le genre *Cryptonota*. Dans le tome II (p. 661), il maintient que les deux genres mentionnés plus haut sont différents.

Claparède (**65**, p. 60) considère les trois genres *Cryptonota*, *Oniscosoma*, *Spinther*, comme devant former un seul genre dont la place est à côté des *Euphrosyne*, dans la famille des Amphinomiens.

Quatrefages (**65***b*, p. 277-279) maintient ses affirmations contre Claparède.

Malmgren (**67**, p. 1-2) place *Spinther* dans la famille des Euphrosynidés.

Mac Intosh (**77**, p. 373) accepte la famille des Euphrosynidés comprenant aussi le genre *Spinther*.

V. Graff (**88**, p. 60-61) constate que le bord supérieur très irrégulier des lames dorsales du *Spinther* est un premier indice de leur division en branchies chez d'autres types, comme *Euphrosyne* par exemple. Cela donne à penser qu'il considère cette dernière comme dérivée du *Spinther* Les différences extérieures qu'il constate entre les deux genres se présentent, d'après lui, dans les branchies et les épines dorsales, isolées chez l'une et réunies chez l'autre, et dans l'absence des parapodes charnus chez *Euphrosyne*. Il constate pourtant que les connaissances qu'on a sur *Euphrosyne* sont trop insuffisantes pour établir une filiation certaine.

Racovitza (**94**, p. 1227) affirme que le genre *Spinther* n'a de commun avec le genre *Euphrosyne* que l'origine commune amphinomienne, mais qu'il n'y a aucune relation de descendance directe entre ces deux formes.

De tout ce qui a été dit plus haut sur le lobe céphalique et de tout ce qui ressort de l'étude des autres organes, étude sur laquelle nous n'avons pas à insister ici, il résulte clairement que *Spinther* est un Amphinomien, aussi est-il inutile de discuter l'opinion de Quatrefages. Cet auteur s'est trompé en le rapprochant des Chlo-

ræmiens. Il s'agit de résoudre une autre question, celle de sa parenté avec *Euphrosyne.*

On pourrait supposer que les tendances présentées par *Euphrosyne,* c'est-à-dire le redressement des pieds antérieurs, se sont beaucoup plus accentuées chez *Spinther*, et conclure de là que ce dernier dérive de la première forme. La position des yeux avec leurs ganglions optiques et l'étirement de la région sincipitale d'*Euphrosyne*, qu'on ne retrouve pas chez *Spinther*, ne permettent pas cette hypothèse. Si *Spinther* dérivait d'*Euphrosyne*, il ne pourrait pas avoir quatre yeux dorsaux, et son encéphale ne pourrait pas former une masse compacte et arrondie ; il faut donc que *Spinther* descende d'un Amphinomien normal, pourvu de quatre yeux dorsaux et d'un encéphale compact.

Quelle peut être cette forme ? Pas plus que pour *Euphrosyne,* je ne prends la responsabilité d'avoir une opinion sur ce sujet. D'abord parce que les matériaux suffisants me manquent et ensuite parce que les travaux de mes devanciers sont absolument inutilisables à ce point de vue. Quoi qu'il en soit, et pour me résumer, on peut dire que les *Spinther* sont des Amphinomiens qui n'ont pas de parenté directe avec *Euphrosyne ;* les deux formes, cependant, doivent descendre d'Amphinomiens normaux. Leur ressemblance extérieure n'est due qu'à une convergence produite par un genre de vie analogue.

Il n'est pas possible de créer pour l'une ou l'autre de ces formes une famille distincte. Il faut les laisser comme formes aberrantes parmi les Amphinomiens.

B. — **Position systématique de la famille des Amphinomiens**.

Savigny (**20**), le créateur de la famille des Amphinomiens, la classe dans l'ordre des *Annélides Néréidés* (Polychètes rapaces ou errants), où elle forme, à elle seule, la seconde section de cet ordre.

Audouin et Milne Edwards (**34**) placent les Amphinomiens à côté des Aphroditiens et sont souvent tentés, dans leur description, d'établir des analogies entre les deux familles.

L'immense majorité des annélidologues a suivi, sur ce point, les deux auteurs précédents, sans discuter sérieusement, il est vrai, la parenté de cette famille.

Levinsen (**83**, p. 180) est cependant d'un avis différent. Il groupe les familles de Polychètes en sections correspondantes à onze types différents. L'une des sections est constituée par les *Amphinomiformia* qu'il divise en : 1° *Amph. vera* (Famille des *Amphinomidæ* et des *Euphrosynidæ*), et 2° *Amph. arenicolina* (Famille des *Telethusæ* et des *Scalibregmidæ*). La section est néanmoins placée à côté des *Aphroditeformia*. Ce rapprochement curieux et nullement justifié des Amphinomiens et des Arénicoles et Scalibregmidés paraît séduire :

Ehlers (**87**, p. 18), qui déclare qu'il ne peut se résoudre à mettre les Amphinomiens parmi les *Rapacia*, « Zu prüfen ist wohl noch näher die von Levinsen vorgeschlagene Verbindung der Amphinomeen mit Telethusen und Scalibregmiden ».

Racovitza (**94**) montre que le lobe céphalique des Amphinomiens est un lobe céphalique de *Rapacia* typique.

Ehlers (**95**), tout en admettant cette conclusion, dit que : « Wenn sie (les Téléthusiens) überhaupt nähäre Beziechungen zu den Amphinomiden « haben », ils (les Téléthusiens) pourraient être de formes rapaces ayant perdu leurs appendices.

Le lobe céphalique des Amphinomiens, tel qu'il vient d'être décrit dans la partie anatomique de ce travail, est un lobe céphalique de Polychète rapace typique. Cela ne peut faire l'ombre d'un doute. Quant à déterminer les liens génétiques qui unissent cette famille aux autres, cela n'est pas facile pour le moment. On est tenté de la rapprocher des Aphroditiens à cause de la constitution du lobe céphalique, des parapodes, de l'aspect général du corps, mais il faut bien se garder d'étendre trop ces rapprochements. Tout ce qu'on peut dire, c'est que la famille des Aphroditiens est celle *qui en diffère le moins*. Malgré cela, il ne me paraît pas nécessaire de faire pour les Amphinomiens un sous-ordre distinct comme l'a fait Hatscheck (**93**), car les Euniciens, par exemple, sont aussi différents des Aphroditiens que les Amphinomiens.

Quant au rapprochement avec les Arénicoles, *rien* ne le justifie. Les Arénicoles doivent être rapprochées des Maldaniens et non des Polychètes rapaces.

II. Famille des **Palmyriens**.

Cette famille comprend cinq genres (*Dysponetus*, *Chrysopetalum*, *Palmyra*, *Bhawania*, *Paleanotus*) qui sont très différents les uns des autres. Il ne m'a été possible de me procurer que des échantillons de l'unique genre représenté dans la Méditerranée, le genre *Chrysopetalum*. La différence que présente ce dernier, au point de vue du lobe céphalique, avec le genre *Palmyra* est si grande, à en juger du moins d'après les descriptions contradictoires et hésitantes des auteurs, que je me suis abstenu de parler, dans ce paragraphe, de toute la famille et je me suis borné, en considérant *Chrysopetalum* comme une forme isolée, à étudier son lobe céphalique et à déduire les conséquences systématiques de cette étude. On verra plus tard si les conclusions peuvent s'appliquer aux autres genres ou si une organisation complètement différente fera distinguer les formes et disloquer cette famille qui, à part la présence de palées, ne peut être définie par aucun caractère général.

Chrysopetalum debile (Grube)[1].

(Pl. III, fig. 27 ; pl. IV, fig. 28-33.)

a) Lobe céphalique.

Historique. — Grube (**55**, p. 90-91) décrit sous le nom de *Palmyra debilis* n. s. une espèce de Polychète pourvu de palées. C'est le premier Palmyrien trouvé dans les mers d'Europe. Sa description du lobe céphalique est la suivante : « Lobus cephalicus transverse ovalis, oculis 2 minimis, tentaculis 5 inferioribus 2 multo crassioribus articulo basilari insidentibus, superioribus 3 filiformis bassim versus tumidis. » Cette espèce trouvée à Nice est certainement la même que celle décrite par :

Ehlers (**64**, p. 81-82) sous le nom de *Chrysopetalum fragile*, n. g. n. s. Cet auteur décrit très exactement le lobe céphalique et interprète correctement les appendices. Il n'a pas vu cependant l'organe nucal.

Claparède (**64**, p. 123-127) décrit deux formes qu'il a trouvées à Port-Vendres et il donne comme caractéristique de la première, *Palmyra* (Pal-

[1] Est synonyme du *Chrysopetalum fragile* Ehlers.

myrides) *Portus-Veneris* n. s., cinq antennes, et deux coussinets qui ne sont que les palpes d'Ehlers, et caractérise la seconde, *Palmyra* (Palmyropsis) *Evelinæ* n. s., par deux antennes paires et deux lobes frontaux tentaculiformes qui représentent aussi les palpes. Ces descriptions des appendices du lobe céphalique reposent manifestement sur des erreurs. Il ne peut y avoir doute pour moi qui ai examiné la faune des Annélides de Port-Vendres et de Nice (Villefranche), que ces deux espèces de Claparède ne se confondent avec celles d'Ehlers provenant de l'Adriatique et celle de Grube qui vient de Nice. Quoi qu'il en soit, Claparède n'a pas vu l'organe nucal.

Quatrefages (**65**, t. I, p. 296) ne veut absolument pas que les appendices inférieurs, très bien décrits et figurés par Ehlers, puissent être des palpes. Il fait des comparaisons tout à fait illégitimes en disant qu'ils sont plutôt homologues « du gros cirre inférieur des premiers pieds des Palmyres », à moins que ce ne soit des tentacules, c'est-à-dire, d'après la nomenclature de l'auteur, des cirres tentaculaires, homologie qui, étant donné la position de ces appendices, est aussi inexacte que la première.

Langerhans (**80**, p. 278-279) fait observer que chez *Chrysopetalum fragile* les yeux antérieurs sont plus grands que les postérieurs, et voit pour la première fois l'organe nucal qu'il nomme « occipital Prominenz », mais sans en apercevoir les cils et sans se douter de sa valeur. Il décrit en même temps sous le nom de *Chrysopetalum cæcum* n. s. une forme à lobe céphalique dépourvu d'yeux et à palpes pourvus d'un article basilaire. Il est fort douteux que cette forme soit une bonne espèce.

Langerhans (**84**, p. 254) trouve dans les palpes de *Chrysopetalum fragile*, près de leur extrémité, un organe pigmenté auquel se rend un nerf; l'auteur n'hésite pas à dire que cet organe est un œil (!) sans que sa position inusitée le fasse hésiter le moins du monde. Inutile d'ajouter que cet œil n'existe pas.

Extérieur. (fig. 27-28). — Ni le lobe céphalique ni ses appendices ne sont visibles à l'extrémité antérieure du corps, car les palées forment une couverture complète à cette région du corps de l'animal ; mais si l'on enlève ces productions, on aperçoit immédiatement le lobe céphalique de forme ovoïde, d'un quart plus long que large. Sa surface est bombée, et ce qui frappe au premier abord, ce sont quatre gros *yeux* disposés en une paire antérieure et une paire postérieure. La paire antérieure est plus rapprochée du bord antérieur que ne l'est la postérieure du bord correspondant. Les yeux de chaque paire sont très près les uns des autres et situés de

chaque côté de la ligne médiane. Les antérieurs sont plus grands que les postérieurs, et leur axe optique est dirigé en avant et en dehors, tandis que l'axe optique des yeux postérieurs est dirigé en haut. Un peu en arrière et entre les yeux antérieurs se trouve un court appendice conique, l'*antenne impaire* (*Ai*). En avant des yeux antérieurs, et tout à fait sur le bord antérieur, sont implantés deux appendices ayant plus de deux fois la longueur de l'antenne impaire, ce sont les *antennes paires* (*Ae*) qui ont une base renflée et un sommet effilé à la surface duquel on remarque de légères traces d'articulation dues à la présence de poils sensitifs.

Voilà ce que l'on voit sur la face dorsale de l'extrémité antérieure. Sur la face ventrale on remarque une sorte de gouttière peu profonde qui aboutit entre les antennes paires. En arrière de ces appendices et un peu en dehors, sur les flancs de la gouttière, sont deux gros appendices (*P*) cylindriques, à bords lisses et à sommet arrondi. L'extrémité en est très rétractile, et alors on observe au sommet des appendices une légère dépression; ces gros cylindres sont les *palpes*. La gouttière, que j'ai signalée plus haut, se continue jusqu'à la boucle (*B*), limitée en arrière par un rebord triangulaire (*Q*) du cinquième segment, rebord qui forme comme une sorte de lèvre ou de clapet recouvrant l'orifice buccal.

Le lobe céphalique est encore complété par un appendice sphérique (*OrgN*) situé du côté dorsal, à sa limite postérieure, juste en face de l'antenne impaire. Le diamètre de cet organe est compris deux fois dans la longueur du lobe céphalique. Une bande ciliée (*Vb*) très épaisse fait le tour de l'équateur de cet appendice sphérique qui n'est autre que l'*organe nucal*. La bande ciliée, pourvue de très grands cils, véritables flagella, est placée dans un plan transversal par rapport au corps. Une autre bande ciliée d'épaisseur beaucoup moindre s'étend transversalement sur toute la surface dorsale du lobe céphalique. Elle le divise en une moitié antérieure et une moitié postérieure.

Anatomie (fig. 29-33). — Le lobe céphalique contient l'encéphale, des muscles et un prolongement de la cavité générale. Cette dernière est excessivement réduite, et du côté dorsal et antérieur presque virtuelle. L'encéphale de cette espèce est très compact, les différents lobes sont serrés les uns sur les autres, mais néanmoins les trois cerveaux sont d'une netteté parfaite.

Le *cerveau moyen* (*Cm*) occupe toute la partie supérieure du lobe céphalique. On peut y distinguer, vers sa partie moyenne, deux lobes formés de petites cellules (*GA*)[1] qui sont en rapport avec les nerfs des antennes paires. Sur la ligne médiane entre les deux lobes se trouve le nerf de l'antenne impaire (*Nai*) et en avant, aussi bien qu'à l'arrière, deux ganglions optiques qui servent d'appareil nerveux aux quatre yeux de cette espèce. En avant des ganglions optiques antérieurs aboutissent les nerfs des antennes paires.

Les trois appendices situés sur la région sincipitale sont de pure production épidermique. Les antennes n'ont donc pas de cératophore chez cette espèce.

La substance ponctuée se trouve située comme toujours dans la région ventrale. Elle envoie un prolongement dans les ganglions antennaires. Quant aux cellules qui forment la masse corticale des différents lobes de ce cerveau, elles sont de grande taille dans les lobes optiques et dans la couche corticale proprement dite du cerveau ; les cellules de petite taille ne se rencontrant que dans les ganglions antennaires.

Le *cerveau antérieur* (*Ca*) est caractérisé par la présence d'un ganglion palpaire (*GP*) de chaque côté. Il se trouve situé du côté tout

[1] Les ganglions spécialisés sont formés de très petites cellules, ou pour mieux dire de cellules pourvues de très peu de protoplasme, formées, pour ainsi dire, que par le noyau. Cela explique pourquoi, sur les coupes, ces ganglions tranchent comme des parties vivement colorées sur le reste de l'encéphale. Rohde (**87**) les appelle « Nervenkerne » (!), mais Haller (**89**) a montré que ce sont de vraies cellules présentant tous les passages aux grandes cellules ganglionnaires à cytoplasme abondant. Je les désignerai sous le nom de *petites cellules des ganglions spécialisés*, car elles n'existent, avec leur caractère typique de forte coloration et d'absence à peu près complète de cytoplasme, que dans ces ganglions.

à fait ventral du lobe céphalique. Seul le ganglion palpaire est bien individualisé, le reste du cerveau est en continuité d'une part avec le cerveau moyen et de l'autre avec l'épiderme, par l'intermédiaire d'une masse nerveuse formée de grandes cellules. Le ganglion palpaire présente un aspect pyriforme. Comme il est formé de petites cellules se colorant fortement, il tranche vivement sur le reste du cerveau, dont les éléments sont beaucoup plus pâles sur les coupes. Il est en communication, au moyen d'une sorte de pédoncule formé par la substance ponctuée, avec la partie centrale du cerveau moyen.

Le cerveau antérieur fournit un nerf puissant (*Np*) à l'appendice que j'ai nommé palpe. Le nerf arrive d'une part dans la substance ponctuée du cerveau antérieur et de l'autre dans la masse fibreuse du ganglion palpaire.

Le palpe est formé par l'évagination de toute la paroi du corps, seulement le prolongement de la cavité générale qu'il contient est extrêmement réduit parce que toute la paroi dorsale de l'appendice est très fortement épaissie et la remplit presque entièrement. La paroi ventrale, par contre, a gardé son épaisseur ordinaire. Le nerf du palpe est situé dans la paroi dorsale renflée de cet organe. Il est renforcé sur tout son parcours par les prolongements des cellules nerveuses épidermiques dont la naissance et l'accumulation ont été la cause de l'épaississement de cette paroi. L'extrémité du palpe est légèrement renflée et en même temps formée de cellules épidermiques qui se sont très fortement allongées et dont le noyau est situé presque à la base. Cette région est probablement invaginable; en tout cas, de minces fibres musculaires ont été aperçues dans l'étroite cavité du palpe.

La substance ponctuée médiane et ventrale du cerveau antérieur communique largement avec la substance ponctuée du cerveau moyen.

Le *cerveau postérieur* n'est pas très distinct chez cette espèce, mais il occupe sa position normale en arrière du cerveau moyen dont il paraît ne former qu'une annexe. On le reconnaît surtout

facilement aux grosses cellules qui constituent sa couche corticale. Il est en rapport, de chaque côté de la ligne médiane, avec un nerf nucal (*Nn*) qui se continue en haut dans l'organe nucal. Le nerf arrive dans la substance ponctuée centrale qui communique librement avec celle du cerveau moyen. Les cellules formant la couche corticale sont des cellules de grande taille, et celles qui forment l'extrémité postérieure de ce cerveau sont d'une taille tout à fait exceptionnelle.

L'organe nucal (*OrgN*) est, comme toujours, une simple évagination de la paroi du corps, et comme on le sait déjà, il a une forme sphérique et se rattache à la région nucale par un mince pédoncule. La paroi épidermique a subi cependant des modifications très importantes qui masquent au premier abord les conditions réelles de la formation de l'organe. Ainsi, dans la région antérieure, la paroi épidermique a très fortement augmenté en épaisseur, à cause de l'accroissement en nombre et en grandeur des éléments glandulaires (*Cl.gl*), n'ayant persisté que dans cet endroit. Ces éléments forment ainsi une plaque qui, sur des coupes longitudinales, paraît une hernie de la paroi. Il en est de même pour la bande équatoriale formée par les cellules vibratiles (*Cl.v*). Ces éléments sont très allongés. L'extrémité qui arrive à la cuticule, et qui est ciliée, est très étroite, mais du côté opposé les cellules sont renflées en massues et serrées les unes contre les autres. Elles remplissent toute la cavité de l'organe ; aussi, sur les coupes, l'organe nucal paraît une masse cellulaire compacte, et il est très difficile de retrouver à son intérieur le feuillet péritonéal tapissant la cavité d'évagination produite au moment de sa formation. Les nerfs, comme toujours, sont situés à l'intérieur de la paroi et leurs fibres se placent entre les cellules vibratiles.

Rapports du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — L'extrémité antérieure de l'animal, même lorsqu'on a éloigné les palées, est très difficile à comprendre à cause du grand

nombre d'appendices qui s'y trouvent réunis et aussi à cause de la modification subie par les deux premiers segments. Chez ce Polychète, en effet, on trouve quatre cirres tentaculaires de chaque côté. Ces quatre appendices (fig. 27 et 28, T^1, T^2, T^3 et T^4) représentent, sans aucun doute, les cirres parapodiaux de deux segments rudimentaires, seulement ces segments sont tellement modifiés et fusionnés l'un avec l'autre, qu'il est assez difficile de rapporter chaque appendice à son segment respectif. Le troisième segment est normal, seulement son milieu est fortement aminci et ses deux extrémités sont fortement reportées en avant. Ce phénomène est indiqué aussi sur le quatrième segment. Le cinquième est normal et nettement transversal.

Cette conformation rappelle celle que nous avons appris à connaître chez les Amphinomiens. Comme dans ce groupe, le lobe céphalique ne paraît pas former l'extrémité antérieure du corps. Il semble plutôt enfoncé comme un coin entre les premiers segments du corps et l'organe nucal paraît logé sur le quatrième segment.

Il est inutile d'insister trop longuement pour démontrer que le lobe céphalique a gardé, dans ce cas aussi, ses connexions primitives. C'est bien le bord antérieur du premier segment qui arrive à la limite postérieure de l'organe nucal, seulement la région médiane de ce segment et des deux suivants s'est considérablement amincie et les parties latérales ont contourné la tête, se mettant plus ou moins dans le plan sagittal du corps.

La face ventrale montre aussi des modifications considérables ; il n'est presque pas possible de trouver une limite entre les trois premiers segments qui paraissent former ensemble un petit espace triangulaire sans segmentation apparente. Un coup d'œil jeté sur les figures permet au moins d'y reconnaître d'une manière très nette le troisième segment, à cause des deux parapodes bien développés. Le quatrième segment est nettement séparé du précédent et du suivant ; il en est de même du cinquième.

Ce dernier segment présente une particularité très curieuse dans

sa région médiane; son bord antérieur a formé une saillie ovale recouvrant complètement l'orifice buccal. Cette espèce de clapet (fig. 28 et 30, *Q*) est plus épais à son bord antérieur, et sur une coupe il paraît formé par l'évagination de toute la paroi dermo-musculaire. Les muscles qu'il contient à son intérieur laissent supposer que cet organe est mobile.

L'orifice buccal paraît donc situé dans le quatrième segment, mais ici aussi les relations normales sont simplement masquées par des soudures postérieures.

Résumé. — Le lobe céphalique des *Chrysopetalum* est donc formé, comme celui des autres Polychètes étudiés jusqu'ici, par trois régions sensitivo-nerveuses :

1° La *région sincipitale*, dont l'aire sincipitale supporte trois antennes et quatre yeux et dont le cerveau (moyen) est pourvu d'une paire de ganglions antennaires, de quatre ganglions optiques et, en plus, d'un nerf pour l'antenne impaire;

2° La *région palpaire*, dont l'aire palpaire supporte deux palpes et dont le cerveau (antérieur) possède une paire de ganglions palpaires;

3° Une *région nucale*, dont l'aire nucale s'est transformée en un organe nucal sphérique et dont le cerveau (postérieur) est en rapport avec deux nerfs nucaux.

Les rapports du lobe céphalique avec les premiers segments sont normaux, mais masqués par le redressement des moitiés droites et gauches des trois premiers segments.

b) Position systématique du genre Chrysopetalum.

Il est difficile d'étendre les notions anatomiques qui ont été acquises par l'étude du *Chrysopetalum* aux autres genres de la famille des Palmyriens. Même en laissant de côté les genres *Bhawania*, *Disponetus* et *Paleanotus*, incomplètement connus et très insuffisamment décrits, et en ne prenant que le genre *Palmyra*, on n'échappe point à ces difficultés. D'après la description que donnent Savigny, Audouin

et Milne-Edwards, Quatrefages et Mac-Intosh, il semblerait même impossible de réunir *Palmyra* et *Chrysopetalum* dans une même famille. Les *Palmyra* sont peut-être de véritables Aphroditiens voisins des *Aphrogenia* et *Pontogenia*.

Pour *Chrysopetalum* je partage l'opinion unanime de mes devanciers. Les appendices, en effet, sont strictement homologues des appendices similaires des Aphroditiens, avec une différence pour l'organe nucal qui me paraît ne pas exister chez tous les types de cette dernière famille. Au point de vue de l'anatomie des centres nerveux, la ressemblance est extrêmement considérable, car dans les deux groupes se trouve représenté, et sous la même forme, le ganglion palpaire.

La séparation de ces formes en deux familles n'en est pas moins justifiée par les différences assez considérables qui existent entre les Aphroditiens et *Chrysopetalum*. Si ces deux groupes peuvent avoir une même souche, la séparation a dû, en tout cas, s'être faite depuis très longtemps, avant la transformation des cirres parapodiaux en élytres, car on ne trouve pas trace de cette disposition chez les *Chrysopetalum*, même pendant le développement larvaire.

III. Famille des **Lycoridiens**.

Nereis Dumerili Aud. et Edw.

(Pl. IV, fig. 35-39.)

Historique. — Il n'y a pas de désaccord entre les auteurs un peu plus récents au sujet de l'interprétation des appendices des *Nereis*, mais c'est Claparède (**68**) qui le premier a découvert les organes nucaux. Il les nomme « éminences un peu protractiles », et il les considère, avec quelque doute, comme des organes des sens. Les auteurs postérieurs, même ceux qui se sont occupés de l'anatomie du lobe céphalique, ont pour la plupart ignoré cet organe.

Le système nerveux des *Nereis* a été souvent l'objet de recherches anatomiques. Les anciens auteurs, qui procédaient par dissection ou par examen par transparence, ne peuvent forcément avoir compris la structure de l'encéphale. Pour l'aspect extérieur, il nous suffira de citer :

Quatrefages (**65**), qui a donné plusieurs figures, relativement exactes,

des masses nerveuses. Le premier qui ait étudié l'encéphale sur des coupes c'est :

Ehlers (**68**, p. 490 et s.). Malgré la défectuosité des procédés techniques, employés de son temps, il arrive souvent à des constatations fort exactes. Il constate la symétrie bilatérale de l'encéphale ; il décrit correctement la disposition de la substance ponctuée et des cellules ganglionnaires formant la couche corticale. Il entrevoit les ganglions antennaires et palpaires, qu'il considère comme une masse compacte de « Nervenkörner ». Les nerfs antennaires et palpaires sont notés, mais leur origine exacte n'est pas indiquée. Par contre, ce qu'il décrit comme « Hirnkern », masse en forme de coin enfoncé entre les deux moitiés de l'encéphale, me paraît correspondre au groupe de muscles qui sépare les lobes du cerveau antérieur.

Les palpes sont bien interprétés et il assimile correctement le palpophore au cirrhophore, et le palpostyle au cirrhostyle des cirres tentaculaires, mais l'anatomie de l'appendice est moins exactement interprétée. Il décrit aussi les ganglions optiques, mais n'est pas très clair lorsqu'il parle de leur union avec le cerveau moyen.

Haller (**89**, p. 31 et s.), vingt ans après Ehlers, n'est pas plus avancé en ce qui concerne la topographie de l'encéphale. Il considère encore les ganglions constitués par de petites cellules comme formant une paire unique, quoique dans sa figure 23 on puisse distinguer leur dualité. Il considère ces masses nerveuses comme l'origine du nerf palpaire et leur donne le nom de « Tentakelganglion » en les assimilant aux formations correspondantes des Aphroditiens et au ganglion antérieur des Archiannélides (Fraipont). Le ganglion manquerait chez les Ophéliens et les types qui n'ont pas de « Tentakel ».

L'auteur n'a vu dans le cerveau moyen qu'une grosse masse de grandes cellules entourant la substance ponctuée. Il ignore complètement l'organe nucal et ses connexions avec le cerveau et décrit un amas postérieur, isolé, de cellules nerveuses ayant une situation bizarre et donnant un nerf qui se rend à l'épithélium de la base du tentacule (!). Il n'admet pas que l'encéphale soit en certains points en continuité de substance avec l'épiderme et dessine partout autour des masses cérébrales une épaisse membrane limitante. Des coupes en séries lui auraient certes montré que ce n'est pas le cas partout, et qu'il existe des endroits où la membrane limitante fait complètement défaut.

Retzius (**95**) a étudié l'encéphale des *Nereis* au moyen du bleu de méthylène. J'aurais à revenir dans le chapitre III du mémoire sur ce travail très important au point de vue des terminaisons nerveuses. La partie morphologique qui intéresse pour le moment est moins bien traitée, et l'on peut voir que l'auteur n'a pas des idées bien claires à ce sujet.

Il n'est pas arrivé à comprendre la véritable signification des ganglions palpaires et antennaires, qu'il croit ne constituer qu'une seule masse de chaque côté et qu'il nomme « vordere Haufen grober Körner ». De même pour ce qu'il nomme « eigenthümliches Organ » et qui n'est autre que l'organe nucal. Il le décrit cependant d'une manière tout à fait correcte. Il n'y a pas de doute à avoir au sujet des masses cellulaires qu'il désigne avec les lettres gn^3 et *sn*. Elles forment ensemble le cerveau postérieur. Les origines des connectifs et les origines (il vaut mieux dire aboutissants comme on le verra dans le chapitre V) des nerfs antennaires et palpaires sont parfaitement indiqués, avec cette restriction qu'il n'a pas vu les fibres des ganglions antennaires et palpaires, qui prennent aussi part à la formation de ces nerfs.

Extérieur. — Le lobe céphalique (fig. 5, texte) de cette espèce, vu par sa face dorsale, est vaguement triangulaire, avec les angles très arrondis. C'est un petit coussinet assez épais, plus étroit que les segments du corps et qui paraît reposer sur deux gros appendices ventraux. A son extrémité antérieure sont situés deux appendices, les *antennes* (*Ae*), dont la longueur est généralement inférieure à celle du lobe céphalique. La surface des deux antennes est hérissée de petits poils sensitifs. Vers le milieu de la longueur du lobe céphalique se trouve une paire d'*yeux* (*Oe.a*), dirigés en avant et en dehors, et en arrière de ceux-ci et un peu en dedans, deux autres *yeux* (*Oe.p*), dirigés en haut. Les angles postérieurs du lobe céphalique sont occupés par deux aires (*OrgN*) ciliées, de forme ovoïde, qui représentent l'*organe nucal* de ces animaux. Sur l'animal vivant il est assez difficile de les apercevoir, car ils sont cachés sous un repli du bord antérieur du premier segment.

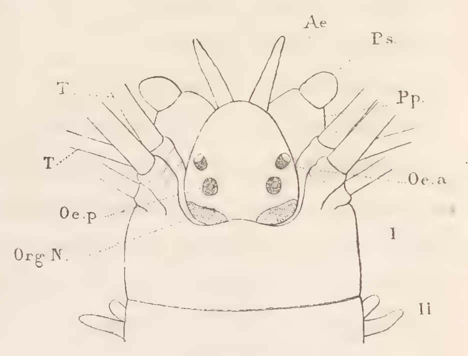


Fig. 5. — *Nereis Dumerili* Aud. et Edw. Extrémité antérieure, vue du côté dorsal. Gr. 37 d.
Ae, antennes ; *Ps*, palpostyle ; *Pp*, palpophore ; *T*, cirre tentaculaire ; *Oe. a*, œil antérieur ; *Oe. p*, œil postérieur ; *OrgN*, organe nucal ; *I* et *II*, les deux premiers segments du corps.

Sur la face ventrale, en avant et de chaque côté de la bouche, se trouvent deux appendices très volumineux, les *palpes*. Ils sont formés par un très gros palpophore (*Pp*) contractile, surmonté d'un palpostyle (*Ps*) en forme de massue qui peut être en partie retiré dans l'extrémité antérieure du palpophore.

La bouche est située en dessous et en arrière du lobe céphalique. Elle est limitée en arrière par le bord antérieur du segment qui porte les cirres tentaculaires. On sait que ce segment est formé par la réunion de deux segments et que les quatre cirres tentaculaires correspondent aux quatre cirres parapodiaux de ces segments; du reste, l'innervation justifie complètement cette manière de voir.

Anatomie (fig. 35-39). — Le lobe céphalique présente comme toujours une cavité interne qui est le prolongement de la cavité générale du corps. Elle est remplie par des productions de natures diverses, comme les masses nerveuses, les muscles et les glandes épidermiques auxquels s'ajoutent quelques vaisseaux. Les muscles et les vaisseaux sont situés entre le péritoine et la membrane basale, l'encéphale et les glandes sont situés entre la basale et la cuticule et doivent être considérés comme des hernies de la paroi ectodermique avec laquelle ils ont conservé des attaches directes qui seront décrites ultérieurement.

L'encéphale remplit presque entièrement la cavité du lobe céphalique et se présente chez cet animal comme une masse plus ou moins arrondie, surmontée d'un nombre considérable de lobes bien distincts.

Le *cerveau moyen* (*Cm*) présente à lui seul six lobes dont les quatre postérieurs sont les ganglions optiques. Ces ganglions sont situés sur le côté et communiquent avec la masse centrale du cerveau moyen par quatre nerfs, très courts il est vrai. Ils établissent ainsi quatre points par où le cerveau moyen communique directement avec l'épiderme. Entre les deux ganglions optiques antérieurs, et du côté dorsal, s'établit, sur une surface assez restreinte, une cinquième

communication directe. Un peu en avant des ganglions optiques antérieurs se trouve une paire de ganglions (*G.A.*), ayant un aspect pyriforme, avec la pointe dirigée en avant, et formés par de petites cellules. Ces deux ganglions communiquent avec la masse centrale ponctuée du cerveau par un pédoncule de fibrilles nerveuses qui paraissent entrer en relation avec le nerf antennaire (*Nae*). Je désignerais ces ganglions sous le nom de *ganglions antennaires;* mais je veux faire observer que, n'ayant pas étudié particulièrement les connexions de ces ganglions, je ne puis affirmer avec une certitude absolue qu'ils méritent réellement le nom que je leur donne.

Toute la face dorsale du cerveau moyen est occupée par les différentes productions que je viens de décrire, mais la région sincipitale s'étend plus loin encore. Elle se trouve en effet étendue sur toute la face antérieure du lobe céphalique, endroit où sont insérées les antennes. Les nerfs de ces appendices, à cause de la situation de ces derniers, ont subi une extension très grande. Leur origine (ou mieux leur aboutissant) est, comme chez tous les types étudiés, placée en face, ou au même niveau (fig. 37) à peu près que les lobes optiques antérieurs, mais les nerfs, au lieu de se diriger verticalement ou plus ou moins obliquement en dessus, se courbent en avant et en dessous, ils contournent le cerveau moyen et se rendent en dedans des ganglions antennaires dans les antennes.

Les appendices dont nous venons de décrire l'innervation sont dépourvus de cératophore. Ce sont de simples productions épidermiques suivant le type général des stylodes des Polychètes et leur description plus détaillée est inutile.

Les connectifs, ou du moins la branche la plus importante prend son origine du côté ventral un peu en arrière du lobe optique antérieur. Au point de vue histologique, la partie centrale inférieure du corps du cerveau moyen est formée par la substance ponctuée, la région supérieure, antérieure et les régions latérales par des grandes cellules ganglionnaires. Les lobes optiques sont formés, outre les cellules spéciales de l'appareil de la vision, aussi de grandes cellules.

Les ganglions antennaires seuls sont formés de cellules de petite taille, extrêmement serrées et nombreuses, ce qui fait que ces ganglions tranchent vivement, par leur coloration, sur le reste de la préparation. Enfin des cellules géantes se trouvent disposées à l'origine des connectifs.

Il faut rattacher à la région sincipitale une autre production épidermique. Entre les deux antennes se trouve une masse cellulaire volumineuse (*Gl.ep*) faisant hernie dans la cavité générale céphalique. Cette masse est formée de cellules glandulaires qui ont leur corps cellulaire dans la cavité générale, mais dont le conduit sécréteur aboutit à la cuticule.

Le *cerveau antérieur* (*Ca*) est constitué en grande partie par le ganglion palpaire (*G.P.*); ce dernier est pyriforme, mais plus développé du côté ventral et interne que du côté dorsal et extérieur. Il repose sous le ganglion antennaire et communique directement avec l'épiderme par un petit pont cellulaire (fig. 36) situé un peu au-dessus de l'insertion supérieure du palpe. Il communique en outre avec la substance ponctuée du cerveau antérieur par un pédoncule formé de fibres qui paraissent se ramifier à son intérieur. Les relations du ganglion avec le reste de l'appareil nerveux s'établissent donc à l'aide du pédoncule qui vient d'être décrit et ces relations sont de plusieurs sortes. D'abord une grande partie des fibres se rendent en arrière et en dedans. Elles forment une masse en croissant (fig. 38) située dans la région inférieure du cerveau moyen et dont l'ouverture regarde vers l'extrémité antérieure du lobe céphalique. Les fibres qui forment cette disposition sont celles qui se trouvent situées du côté interne du pédoncule. Les fibres qui sont situées du côté externe se dirigent par contre en avant et en dehors et forment, en dépassant les limites du cerveau antérieur, la plus grande partie du nerf du palpe (*Np*). La région médiane du pédoncule donne des fibres qui se rendent directement dans la région médiane du cerveau antérieur. Les cellules qui forment la masse corticale de ce ganglion sont du même type que celles qui formaient le ganglion antennaire. Ce gan-

glion est accolé à celui-ci et est tout aussi apparent sur les coupes à cause de sa forte coloration ; néanmoins, il se distingue facilement du ganglion antennaire.

Le reste du cerveau antérieur est formé par un certain nombre de grandes cellules qui entourent le ganglion du palpe et par une masse ponctuée qui occupe la région inférieure du cerveau. La communication avec la substance ponctuée du cerveau moyen s'établit en arrière sur un vaste espace.

Le palpe est formé par une région proximale volumineuse, le palpophore, et par une région distale, globuleuse ou en forme de massue, suivant l'état d'extension, le palpostyle. La première région est une évagination de toute la paroi du corps, contenant donc à son intérieur un prolongement de la cavité générale et un appareil musculaire. Chez notre type, cet appareil musculaire est très développé, et comme il vient s'y ajouter une grande quantité de glandes épidermiques faisant hernie dans la cavité générale, cette dernière est presque entièrement comblée. Le nerf du palpe est, sur une partie de son trajet, libre, mais très vite il se replace dans la paroi épidermique du palpophore et suit cette paroi, le long de sa face dorsale, jusqu'au palpostyle. A partir de la base de ce dernier il se place, comme toujours, au milieu de cette région purement épidermique.

Le *cerveau postérieur* (*Cp*) n'est pas très nettement délimité chez notre type. Il est situé du côté tout à fait postérieur du cerveau moyen. Il est formé, comme toujours, par une couche corticale de grandes cellules, surtout du côté postérieur et supérieur. Au contraire, du côté antérieur, se trouve la substance ponctuée formant une sorte de pédoncule qui va se fondre dans la masse ponctuée du cerveau moyen. Le nerf nucal (*Nn*) aboutit sur les côtés, un peu en arrière des ganglions optiques postérieurs ; après un court trajet, il aborde l'organe nucal par la base. En somme, quoique distinct, le cerveau postérieur n'est pas aussi bien délimité que chez les Amphinomiens.

L'organe nucal (*OrgN*) chez *Nereis* est réduit à la plus grande

simplicité. Il forme une petite hernie ovalaire à la face inférieure de l'épiderme qui recouvre les angles du lobe céphalique et n'est décelé à l'extérieur que par une légère dépression recouverte de cils vibratiles. Cette hernie est formée par des cellules ciliées très allongées, fortement serrées les unes contre les autres, ayant toutes leur noyau vers la base et un plasma granuleux. Ce sont donc des cellules qui se rapprochent beaucoup des cellules de soutien. Dans l'organe nucal des *Nereis*, on ne trouve que des cellules ciliées, entre lesquelles sont situés les prolongements des cellules nerveuses dont le corps cellulaire est placé tout contre le cerveau.

Comparaison du lobe céphalique des Lycoridiens avec celui des Amphinomiens et Palmyriens. — La comparaison du lobe céphalique des *Nereis* avec celui des *Eurythoe* et *Chrysopetalum* montre la présence des différences suivantes :

La région sincipitale, dans toute sa région antérieure, a été reportée en avant, ce qui fait que les antennes, homologues aux antennes externes des autres types, sont terminales au lieu d'être dorsales. L'antenne médiane est représentée chez *Nereis* par cette région épidermique dorsale, que j'ai mentionnée comme communiquant directement avec le cerveau moyen. Ici, le stylode, qui doit former l'antenne, ou bien ne s'est pas développé ou a été ramené à l'état primitif de région épidermique non saillante, simplement pourvue de cellules sensitives distribuées entre les cellules de soutien. La progression de la région sincipitale en avant, chez *Nereis*, fait que les nerfs antennaires au lieu d'être courts et dirigés verticalement en haut, comme chez les deux autres types, se trouvent être très longs et disposés dans un plan horizontal. Les ganglions antennaires se trouvent chez *Chrysopetalum* comme chez *Nereis*, mais ils manquent chez *Eurythoe*. Ceci montre qu'il ne faut pas attribuer une trop grande importance morphologique à ces formations et qu'on doit les considérer comme de simples groupements cellulaires, dépendant des organes des sens spécialisés qui ont occasionné leur formation.

La région palpaire est arrivée à son complet développement chez *Nereis* d'une part et chez *Chrysopetalum* de l'autre, car chez ces deux types le palpe est bien développé. Chez *Eurythoe*, par contre, cette région est restée à l'état primitif ou a subi une régression secondaire, car la fonction sensitive est uniformément distribuée sur toute la surface de la région, avec une seule exception, le stylode du palpe. Ce dernier est une différenciation de l'aire palpaire exceptionnelle chez les Polychètes, mais qui n'a rien d'anormal, puisqu'il est naturel de penser que les trois aires sensitives sont également capables de former des stylodes, munis ou non de stylophores, sur toute l'étendue de leur surface.

Le ganglion palpaire existe chez *Chrysopetalum* et *Nereis*, mais manque chez *Eurythoe*. Par contre, le cerveau antérieur, mieux individualisé chez *Eurythoe* et *Nereis*, se confond avec le cerveau moyen chez l'autre type.

Des différences aussi se présentent lorsqu'on considère la région nucale. Il y a, en effet, une grande différence d'aspect entre les évaginations volumineuses des *Chrysopetalum* et *Erythoe* et les fossettes ciliées des *Nereis*, et pourtant ces dissemblances ne sont dues, en réalité, qu'à une différence de degrés d'évolution. Chez *Nereis*, on se rapproche le plus de l'état primitif. A cet état, l'organe est diffus, représenté par un certain nombre de cellules ciliées et nerveuses, situées dans la région postérieure du lobe céphalique. Chez *Nereis*, le perfectionnement a été introduit par le groupement de ces cellules en deux organes bien délimités, et chez les autres types le perfectionnement a été poussé bien plus loin encore. Une évagination de la paroi postérieure du lobe céphalique a fourni à l'organe une plus grande surface de développement des cellules ciliées et nerveuses, et en même temps des cellules glandulaires, indispensables à tout organe olfactif très perfectionné, sont venues s'adjoindre aux précédentes.

Pour le cerveau postérieur, *Chrysopetalum* ressemble plus à *Nereis*, car dans les deux types, il forme une masse intimement fusionnée

avec le lobe médian du cerveau moyen. Chez *Eurythoe*, comme on le sait, il est à l'état dissocié, formé par des amas de grandes cellules ganglionnaires distribuées le long d'un gros nerf nucal.

Ces trois exemples, pris un peu au hasard dans le groupe des Polychètes, montrent la grande variation que peuvent subir les différentes parties qui entrent dans la composition du lobe céphalique ; mais ils montrent aussi qu'il est très facile de ramener ces formes différentes à un type schématique qui, par cela même, nous permet d'entrevoir jusqu'à un certain point la forme primitive qui fut la souche de tous les Polychètes.

Résumé. — On trouve dans le lobe céphalique des *Nereis* trois régions sensitivo-nerveuses pourvues de leurs appareils sensitifs et de leurs appareils nerveux.

Une *région sincipitale*, occupant la face dorsale et antérieure du lobe céphalique, qui supporte quatre yeux et deux antennes, accompagnés d'une région sensitive dorsale. Le cerveau moyen qui lui appartient est formé par une masse centrale en communication directe avec la région sensitive dorsale, et flanqué sur les côtés et en avant par six ganglions reliés par des nerfs très courts. Les deux paires de ganglions postérieurs sont les ganglions optiques ; les deux ganglions antérieurs sont les ganglions antennaires, destinés à fournir des fibres nerveuses aux deux nerfs antennaires placés en dedans de leur bord interne. Ils sont seuls formés par les cellules de petite taille. A cette région se rattache aussi un groupe de cellules glandulaires situées entre et au-dessus de l'insertion des antennes.

La *région palpaire*, présentant comme appendice le palpe qui est formé par un gros palpophore et un palpostyle en forme de massue. L'appareil nerveux de cette région est pourvu d'un ganglion pyriforme formé de petites cellules ganglionnaires, et supporté par un pédoncule de fibres nerveuses qui le mettent en communication, d'une part avec la substance ponctuée du cerveau antérieur et, d'autre part, avec le nerf palpaire. Ce ganglion, situé immédia-

tement au-dessous du ganglion antennaire, joue le même rôle pour le nerf du palpe que ce dernier vis-à-vis du nerf de l'antenne.

La *région nucale*, qui est formée par deux surfaces ciliées situées aux deux angles du lobe céphalique, et par le cerveau postérieur. La région nucale est ici interrompue du côté postérieur, sur la ligne médiane, mais les relations avec la région sincipitale n'en sont pas moins restées les mêmes. Le cerveau postérieur est intimement réuni au cerveau moyen, mais conserve son caractère général, qui est d'être formé de grandes cellules ganglionnaires.

La comparaison de la structure du lobe céphalique dans les trois familles étudiées jusqu'ici a montré que, malgré la différence quelquefois très prononcée qui se manifeste en passant d'un groupe à l'autre, ses formes diverses ne sont que les modifications d'un même type fondamental.

IV. — Famille des **Maldaniens**.

(Pl. V, fig. 40-53.)

Historique. — Le lobe céphalique des Maldaniens est très réduit, aussi n'est-il pas possible de comprendre sa constitution si on n'en a pas fait l'anatomie. Comme personne jusqu'à présent n'a fait cette étude, les noms divers que donnent les auteurs aux différentes parties de l'extrémité antérieure sont distribués, pour ainsi dire, *au hasard*. Cela me dispense de faire une énumération complète de l'opinion de ceux qui se sont bornés à contempler l'extérieur des Maldaniens, et je me contenterais de quelques exemples. C'est :

Savigny (**20**, p. 93), qui est le créateur de la famille. Il nomme la plaque des Clymenes : opercule, et le segment antérieur : premier segment, sans se préoccuper de sa valeur morphologique.

Quatrefages (**65**, t. II, p. 229-293) croit que dans les Clyméniens proprement dits, le lobe céphalique est, ou réduit à un petit mamelon [palpode (*Auct.*)] comparable à celui des Arénicoles, ou bien soudé avec l'anneau buccal. Dans un cas la bouche est terminale, dans l'autre ventrale. Tout cela n'est pas exact, comme on le verra plus bas. Quant au cerveau, il est très petit, bilobé, et fournit en arrière deux très petits filets [les nerfs nucaux probablement (*Auct.*)] qui avec les cinq ou six autres sortis des connectifs se rendent à la trompe et représentent le système nerveux stomatogastrique.

Semper (**76**, p. 147) a disséqué une *Maldane* sp., et la seule chose qu'il en dit c'est que les ganglions supra-œsophagiens et les connectifs sont tellement unis à l'épiderme qu'on ne peut les en séparer. Ce fait est exact.

Ehlers (**87**) croit que le lobe céphalique est formé par la plaque céphalique chez les formes qui en ont, et qu'il est toujours soudé au premier segment.

L'organe nucal, ou du moins les sillons de cet organe, ont été décrits par tous les auteurs (plus ou moins bien, et plutôt moins que plus), mais personne n'a pu donner la véritable signification, pas même :

Saint-Joseph (**94**, p. 135-145), qui s'est occupé en dernier lieu des Maldaniens et qui a même proposé une classification nouvelle qui, à mon avis, n'est pas heureuse. Le lobe céphalique, pour cet auteur, est formé tantôt par la plaque céphalique, tantôt par une « carène brune », tantôt par un « petit mamelon », mais paraît toujours soudé au premier segment.

Extérieur. — La famille des Maldaniens est une famille très naturelle ; les formes qui la composent ne présentent pas de grandes variétés de conformation, et les caractères généraux, nombreux, qui séparent cette famille des autres familles de Polychètes sont bien représentés chez tous les membres qui la composent. Il n'en existe pas moins des différences qui sont faibles, lorsqu'on se place au point de vue de la morphologie générale des Polychètes, mais qui néanmoins sont assez prononcées, lorsqu'on n'a en vue que la morphologie spéciale de la famille. Certains de ces caractères sont excessivement constants et permettent de diviser les Maldaniens en groupes naturels. Ils présentent encore cette particularité remarquable de ne pas présenter d'intermédiaire entre eux, ce qui permet d'obtenir des classifications aussi commodes que possible. Malheureusement, les auteurs antérieurs n'ont pas soupçonné leur importance, et le manque complet de détails anatomiques sur cette famille a fait que tous, sans exception, ont classé ces animaux d'une manière aussi peu naturelle que possible.

Une confusion extraordinaire règne dans les caractéristiques et la délimitation des genres qui forment cette famille ; il ne m'est pas possible d'insister ici sur ce sujet qui sera traité dans une monogra-

phie systématique et anatomique en préparation. Je me bornerai seulement à décrire la partie qui nous intéresse spécialement, le lobe céphalique, qui présente un des meilleurs caractères pour la classification de ces animaux. Tous les Maldaniens sans exception[1] se rangent, au point de vue du lobe céphalique, autour des trois types suivants :

1[er] *Type.* — Lobe céphalique pourvu de palpode. Ex. : *Leiocephalus leiopygos* (Grube).

2[e] *Type.* — Lobe céphalique pourvu de palpode et de plaque céphalique dorsale. Ex. : *Clymene lombricoides* Milne Edwards.

3[e] *Type.* — Lobe céphalique dépourvu de palpode et de plaque céphalique dorsale. Ex : *Petaloproctus spatulatus* (Grube).

Contrairement à ce qui a été fait pour les Amphinomiens, l'extérieur des trois types sera d'abord décrit et ensuite l'anatomie, les différences n'étant pas suffisamment grandes pour qu'il vaille la peine d'établir des chapitres distincts pour chacun d'eux.

1[er] TYPE. — *Leiocephalus leiopygos* (Gr.) (fig. 50). — Le Polychète que j'ai choisi comme exemple présente une extrémité antérieure légèrement effilée, se terminant par une pointe conique. Elle est formée par un segment un peu moins long que le segment suivant et se distinguant de ce dernier par l'absence complète de soies. Vu par la face dorsale, le segment présente du côté antérieur une papille conique (*P*) ; celle-ci est limitée en arrière et sur les côtés par deux petits sillons transversaux, qui se continuent par deux sillons (*S.OrgN*) à contours légèrement sinueux. Les deux sillons sont parallèles et s'étendent sur un peu plus d'un tiers de la longueur totale du segment. A leurs extrémités postérieures, les bords en sont un peu écartés, ce qui permet de voir que ces sillons correspondent à de véritables fentes, s'étendent très loin en profondeur. Ils sont séparés par une crête médiane (*cr.OrgN*) peu élevée, en continuité parfaite

[1] Sans excepter même *Clymenides sulfureus* Claparède, forme très curieuse, sur laquelle des observations paraîtront incessamment.

avec la région médiane et supérieure de la petite papille terminale. Du côté externe, les sillons sont limités par une petite crête très peu indiquée. Donnons immédiatement leurs noms véritables à ces dispositions. La papille terminale est le *palpode*, et les sillons sont les *orifices des organes nucaux*. On aura ainsi des *sillons nucaux* et une *crête nucale* médiane.

La face dorsale présente, en outre, une pigmentation brune qui forme, à l'extrémité postérieure du segment, une bande interrompue en son milieu et deux taches symétriques, formées par le même pigment brun, qui s'étendent de chaque côté et en arrière des sillons de l'organe nucal. De chaque côté aussi, en dessous de la portion antérieure du sillon nucal, se trouve une série de points noirs (*Oe*), serrés les uns à côté des autres, et qui sont des groupes d'ocèles. Ces organes sont situés plutôt du côté ventral, aussi s'aperçoivent-ils à peine lorsqu'on regarde par la face dorsale.

La face ventrale de l'animal ne présente, comme particularités à décrire, que la bouche, orifice à contour arrondi. Elle est entourée et limitée par un rebord plissé peu proéminent, qui n'est que le commencement de la partie évaginable de la trompe. Elle est limitée en avant par la base du palpode.

Cette description suffit pour montrer clairement que ce premier segment est en réalité le premier segment soudé avec le lobe céphalique; mais cette soudure est extrêmement intime, car toute séparation externe a disparu. On est donc forcé d'avoir recours aux connexions nerveuses, pour délimiter le lobe céphalique, et alors on peut imaginer une ligne idéale, partant, sur la face ventrale, de la limite antérieure de la bouche ou de la base du palpode, passant, en arrière de l'agglomération d'ocèles, sur la face dorsale et suivant, sur cette face, la limite interne des grandes taches pigmentées antérieures dessinées sur la figure. Cette conception du lobe céphalique, qui sera prouvée d'ailleurs dans le paragraphe consacrée à l'anatomie, permet d'établir quelques analogies avec la partie du corps correspondante d'*Euphrosyne*.

2ᵉ TYPE. — *Clymene lombricoides* M. Edw. (fig. 40 et 41). — A première vue, l'extrémité antérieure de cet animal ne ressemble en rien à celle du *Leiocephalus*, mais, en y regardant de près, on retrouve exactement les mêmes parties, seulement avec quelque chose en plus. L'extrémité antérieure, en effet, est formée par un segment également achète nettement séparé par un très profond sillon intersegmentaire du segment suivant; les bords de ce dernier sont évasés et embrassent comme un cornet la base du premier segment.

Ce dernier, vu de profil, a une forme vaguement quadrilatère. Il se termine en avant par une surface plane, de forme ovale, ayant l'aspect d'une plaque placée obliquement par rapport à l'axe longitudinal du corps, en ce sens qu'elle est inclinée de la face ventrale vers la face dorsale ; c'est la *plaque céphalique* (*Plq*), très répandue dans le groupe des Maldaniens, mais qui n'a d'analogue dans aucune autre famille de Polychètes. La limite en est constituée par un mince repli vertical (*b.Plq*), qui borde la plaque partout excepté sur un petit espace antérieur où se trouve logée une papille arrondie (*P*), qui n'est autre que le *palpode;* le repli portera le nom de *bord de la plaque céphalique.* Chez le type que j'ai choisi, il présente des crénelures dans la moitié postérieure de son parcours, et il est très élevé au-dessus de la surface de la plaque, avec laquelle il fait un angle presque droit.

Le palpode, dont on connaît déjà la position, est peu proéminent et beaucoup moins pointu que celui du *Leiocephalus.* De ses côtés partent deux sillons (*S.OrgN.*), peu prononcés d'abord, mais qui bien vite arrivent à être très marqués. Ils s'étendent du palpode vers la face dorsale, sur plus d'un tiers de la surface de la plaque céphalique; assez éloignés l'un de l'autre, près du palpode, à une distance égale à la largeur de ce dernier, les deux sillons vont en se rapprochant et au moment où ils se terminent, l'espace qui les sépare est très petit. Ces deux sillons sont les *sillons de l'organe nucal.* Ils sont séparés par l'espace décrit plus haut et qui est occupé par la *crête de l'organe nucal* (*cr.OrgN*). Cette crête diffère sur un seul point de celle

du *Leiocephalus :* c'est qu'elle est bifurquée du côté antérieur, dans le voisinage du palpode. Entre les deux branches de la bifurcation se trouve un sillon qui du reste n'a aucune signification morphologique, ni physiologique. Les sillons sont bordés en dehors et en arrière par un rebord peu prononcé.

La bouche située du côté ventral (fig. 6, texte) a la forme d'un orifice circulaire, se trouvant situé vers la moitié antérieure du segment; elle est limitée en avant par un bord épidermique, en continuité directe avec l'épiderme du palpode, et sur les côtés, et en arrière, par un bourrelet (*l*) à gros plis transversaux dont la largeur maxima se trouve sur la ligne médiane. De l'intérieur de l'orifice proéminent des replis qui ne sont autre chose que les replis de la trompe (*Tr*).

La surface du premier segment, comme celle de la plaque céphalique, est couverte de plis variés produits simplement par la contraction musculaire, comme les plis de la paume de la main. La couleur du segment est jaunâtre clair, à peu près de la même teinte que les ceintures glandulaires des segments antérieurs, et contraste avec la couleur rouge grenat du reste de ces segments. Le premier segment est aussi formé par la soudure du lobe céphalique avec le premier segment du corps, et, entre les deux, on peut établir la même délimitation théorique que pour *Leiocephalus*.

3e TYPE. — *Petaloproctus spatulatus* (Gr.) (fig. 52 et 53). — L'extrémité antérieure de ce grand Polychète est formée par un segment dépourvu de soies et de contour ovalaire; le bord antérieur en est uni, mais sur la face dorsale s'élève, sur la ligne médiane longitudinale, une très forte crête (*J*), peu indiquée à quelque distance du bord antérieur, où elle commence, pour devenir de plus en plus large vers l'extrémité postérieure du segment. La hauteur de la crête augmente de l'extrémité antérieure vers le milieu du segment, où elle atteint son maximum, pour décroître vers l'extrémité postérieure. Des sillons transversaux parcourent en travers cette crête et s'étendent sur les faces latérales du segment; ce sont de simples produits des contractions de ce segment. Mais dans le tiers antérieur du lobe

céphalique, de chaque côté de la crête médiane, et un peu en arrière du bord antérieur, sont deux sillons profonds (*S.OrgN*), longitudinaux, qui ont une tout autre importance; ce sont, en effet, les *sillons de l'organe nucal*. Ils ont la forme d'un S très étiré. Assez éloignés l'un de l'autre, en avant, ils se rapprochent beaucoup du côté postérieur. Un véritable palpode manque chez ce type, mais le bord antérieur du segment, compris dans l'angle formé par la direction des sillons de l'organe nucal, doit être considéré comme étant son représentant. Sur la face ventrale, dans la moitié antérieure du segment, se trouve la bouche sous forme d'orifice arrondi, entourée par une lèvre plissée. La bouche n'arrive pas jusqu'à l'extrémité antérieure et laisse ainsi un petit espace qui est l'homologue de la face ventrale du palpode des types qui en sont pourvus.

Ce premier segment doit être considéré aussi comme formé par la soudure du lobe céphalique avec le premier segment du corps. Il est embrassé, du côté postérieur, par le bord antérieur du second segment, et sur la ligne médiane ventrale présente un sillon qui indique le parcours de la chaîne ganglionnaire ventrale. La couleur du segment est jaune citron avec des taches violettes très foncées. Le pigment violet forme au bord antérieur du second segment une bande de forme irrégulière.

Anatomie. — Le lobe céphalique des trois types que j'ai distingués montre, au point de vue de la structure interne, encore moins de différence que dans son aspect extérieur. Aussi vais-je décrire en détail seulement le type le plus complexe et marquer à la fin les petites particularités qui le distinguent des autres.

Clymene lombricoides (fig. 42-45). — Lorsqu'on ouvre le segment antérieur de *Clymene* (fig. 8, texte), on se trouve immédiatement en présence d'une sorte de diaphragme transversal (Ds^1), occupant l'extrémité antérieure de la cavité du segment. Ce diaphragme sert de rétracteur de la trompe. En effet, ses muscles s'insèrent d'une part tout autour de la base de cet organe et d'autre part sur la paroi

du corps. Tout ce qui est en arrière du diaphragme appartient exclusivement au segment buccal; je ne m'en occuperai pas pour le moment. La région qui est en avant contient, par contre, à côté d'une région appartenant au segment somatique, tout ce qui revient au lobe céphalique. On y trouve un prolongement de la cavité générale, tapissé par le péritoine, des muscles et ensuite l'encéphale et ses annexes.

L'*encéphale* (*C*) (fig. 6 et 7, texte) apparaît comme une bandelette transversale, plus épaisse aux extrémités qu'au milieu, mais ne laissant reconnaître ni sillons, ni ganglions individualisés à sa surface. Il est situé exactement en arrière du palpode, et l'animal étant supposé dans la position naturelle, presque sur le prolongement de la chaîne ventrale et des connectifs. Cette situation est due à la présence de la plaque céphalique qui a forcé l'orifice buccal, qui d'ordinaire regarde en avant, à regarder en bas. L'encéphale est en rapport avec trois sortes de nerfs : en avant, deux nerfs très courts (*Np.*) qui se rendent dans le palpode; en arrière et en bas, les connectifs (*Cnlf.*) œsophagiens dont l'origine apparente se trouve aux deux extrémités de la bandelette cérébrale, tandis que les nerfs du palpode aboutissent beaucoup plus en dedans. Entre l'origine apparente des connectifs et celle des nerfs du palpode, mais cette fois en arrière et en haut, aboutit une paire de nerfs volumineux (*Nn*), qui se rendent à l'organe nucal et longent le bord interne du sillon de cet organe. Les connectifs, après avoir fait le tour de l'orifice buccal, se réunissent en arrière pour former la chaîne ganglionnaire ventrale (*Ch.g*).

Voilà tout ce qu'on peut voir par la simple dissection, et l'étude des coupes (fig. 42-45), au point de vue simplement topographique, ne fournit pas de détails beaucoup plus circonstanciés. On peut cependant se rendre mieux compte des rapports de l'encéphale avec les organes qu'il innerve. Un fait important frappe à première vue : c'est que l'encéphale, comme les nerfs qui y aboutissent, est en continuité directe avec l'épiderme, sur une très grande partie de sa surface.

Une section transversale de l'encéphale (fig. 43), donc une coupe

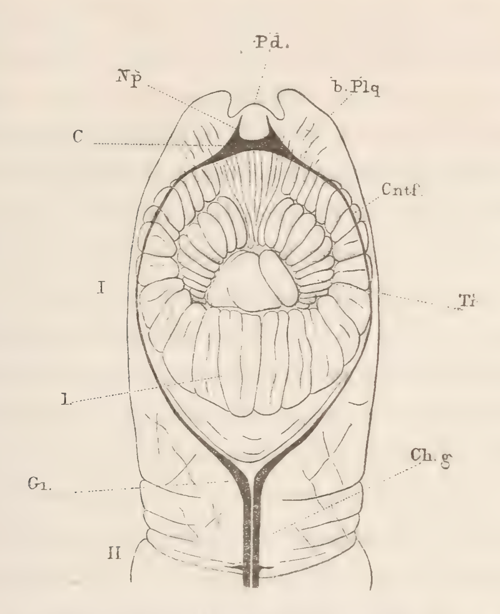


Fig. 6. — *Clymene lombricoides.* M. Edw. — Contour de la face ventrale de l'extrémité antérieure avec la situation du système nerveux central. Gr. 8,8 d.

Pd, palpode ; *b.Plq*, bord de la plaque céphalique : *Tr*, trompe : *l*, lèvre inférieure ; *I* et *II*, les deux premiers segments ; *C*, encéphale ; *Np*, nerf du palpode ; *Cntf*, connectif ; *Ch g*, chaine ganglionnaire ; *G'*, premier ganglion de la chaine ganglionnaire (ganglion sous-œsophagien).

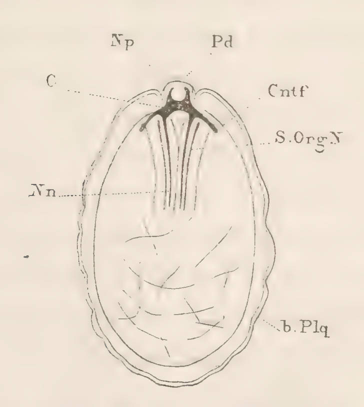


Fig. 7. — *Clymene lombricoides.* M. Edw. — Contour de la face ventrale de la plaque céphalique avec la situation de l'encéphale. Gr. 8,8 d.

Pd, palpode ; *S.OrgN*, sillon de l'organe nucal ; *b.Plq*, bord de la plaque céphalique ; *C*, encéphale ; *Np*, nerf du palpode ; *Cntf*, connectif ; *Nn*, nerf nucal.

longitudinale de l'animal, montre que l'organe présente une coupe arrondie et que, comme toujours, la substance ponctuée se trouve du côté ventral, c'est-à-dire du côté de la cavité générale, tandis que du côté extérieur se trouvent les cellules ganglionnaires formant une couche corticale. La substance ponctuée forme donc un cordon cylindrique qui s'étend dans le plan transversal et qui est en pleine communication, par ses deux bouts, avec la substance ponctuée des connectifs. Il n'y a pas à proprement parler de ganglion, et pas plus la masse ponctuée que les cellules ganglionnaires ne laissent observer des différenciations dans leurs masses. Cependant, à l'endroit d'où partent les nerfs nucaux, l'amas formé par les cellules ganglionnaires, plus nombreuses ici qu'ailleurs, pourrait représenter le rudiment du cerveau postérieur. De même, à la base des nerfs du palpode, l'agglomération de cellules qui s'y trouvent pourrait être considérée comme un vestige de cerveau antérieur. Le cerveau moyen serait situé au milieu et c'est lui qui donnerait surtout naissance aux connectifs.

L'organe qui a été appelé palpode (*P*) est une évagination de toute la paroi dermo-musculaire du corps (fig. 44). Sa paroi épidermique contient des cellules sensitives en relation avec le nerf diffus, peu individualisé, qui effectue tout son parcours en dedans de la membrane basale. C'est sur cette dernière que s'insèrent les muscles qui font mouvoir l'organe. Un prolongement de la cavité générale céphalique, tapissé par du péritoine, occupe l'intérieur du palpode.

L'organe nucal est formé, comme on l'a vu, par deux fentes longitudinales et divergentes. Sur une coupe transversale, passant un peu en arrière du palpode (fig. 42), les deux fentes apparaissent comme des plis très profonds de l'épiderme, dirigés de la ligne médiane vers les côtés. Entre les deux fentes se trouve une crête épidermique (*cr.OrgN*) séparée dans son milieu par une troisième fente qui n'est qu'un simple pli épidermique destiné à disparaître un peu plus en arrière. En effet, sur une autre coupe passant vers la moitié de la longueur du sillon nucal (fig. 45), on constate que les fentes se

sont éloignées les unes des autres, qu'elles sont moins profondes et que la crête médiane (*cr.OrgN*), très peu élevée, n'est plus divisée en son milieu.

La gouttière, qui forme le fond de la fente, est ciliée sur tout son parcours, tandis que tout le reste de l'organe est recouvert par une cuticule lisse. La crête contient à l'intérieur de sa paroi de nombreuses cellules glandulaires (*Cl. gl*), tandis que les fentes en sont absolument dépourvues; par contre, en dessous de la gouttière et un peu vers la ligne médiane, c'est-à-dire dans le flanc interne de la fente, se trouve le nerf nucal (*Nn*). Le nerf n'est pas formé par un seul faisceau de fibres ; c'est un nerf diffus, car il est formé par plusieurs paquets de fibres courant parallèlement, dans l'épiderme même. A sa sortie du cerveau, il y a cinq ou six de ces faisceaux, qui au fur et à mesure qu'on s'éloigne, se fusionnent ; sur la plus grande partie du trajet il n'y en a que deux et finalement qu'un seul. Tout le long du nerf court une bande de cellules nerveuses épidermiques.

Toutes les parties que j'ai décrites sont de simples modifications de l'épiderme. En dehors de cette couche cellulaire, des muscles s'insèrent sur les différents plis qui forment l'organe, et le péritoine enveloppe ces muscles et tapisse la basale là où il n'y a pas d'insertion musculaire.

Leiocephalus leiopygos (fig. 51). — *Leiocephalus* présente une disposition anatomique tout à fait analogue ; l'encéphale est seulement un peu plus ramassé et plus arrondi. La structure du palpode est identique et l'organe nucal ne présente que des différences peu considérables. La gouttière est un peu plus profonde sur tout son parcours, et les cils sont confinés à la partie inférieure de son flanc interne ; la crête (*cr. OrgN*) est très élevée et entièrement dépourvue de sillon médian, même à son début. Le flanc interne de la gouttière, étant seul doué de fonctions sensitives, est beaucoup plus volumineux, plus épais, que le flanc externe, réduit à une mince lame cellulaire, et il contient le nerf (*Nn*) qui, ici aussi, est formé de plu-

sieurs faisceaux de fibres. Le sommet de la crête est pourvu de nombreuses cellules glandulaires (*Cl. gl*).

Petaloproctus spatulatus. — Cette forme diffère des types précédents par l'absence du palpode ; on peut néanmoins reconnaître deux petits nerfs qui vont se perdre dans la région épidermique qui le représentent. L'encéphale a la forme de bandelette, comme chez le premier type ; quant à l'organe nucal, il présente la même structure et les mêmes cellules ciliées.

Rapports du lobe céphalique avec les premiers segments somatiques. — De la précédente description il ressort que, dans le segment antérieur des Maldaniens, il y a deux éléments distincts, fusionnés : la présence de l'encéphale et la présence d'une portion de la chaîne ganglionnaire indiquent incontestablement la présence du lobe céphalique et d'un segment, au moins. Il s'agit maintenant de déterminer la limite virtuelle qui sépare ces deux régions, car ni à l'extérieur ni à l'intérieur il n'y a rien qui puisse établir une semblable démarcation.

En se rapportant à ce qui a été vu chez les autres types décrits dans ce mémoire, le bord antérieur de l'orifice buccal forme la limite postérieure et ventrale du lobe céphalique, et sa limite postérieure dorsale est formée par le bord postérieur de l'organe nucal. Si l'on applique cette délimitation au lobe céphalique des Maldaniens, on arrive à tracer une ligne qui suit sur la face dorsale le contour extérieur des sillons nucaux et qui passe de chaque côté du palpode sur la face ventrale en délimitant une étroite bande de téguments, se terminant à la bouche. Le lobe céphalique aurait ainsi la forme d'un coin enfoncé dans le bord antérieur du premier segment ; les parties latérales du segment terminal appartiendraient au premier segment, et seule une bande plus ou moins large, médiane et dorsale, appartiendrait au lobe céphalique.

Cette disposition n'a rien d'extraordinaire et de nombreux exemples, chez les Polychètes, montrent que le bord antérieur du pre-

mier segment présente la tendance constante de déborder de chaque côté du lobe céphalique. Je rappelle seulement que, chez les Amphinomiens, l'organe nucal a refoulé en arrière le bord antérieur des trois ou quatre premiers segments et qu'il se trouve ainsi limité de chaque côté par ces segments. On a vu chez *Euphrosyne* et chez *Spinther* que le lobe céphalique a aussi la forme d'un véritable coin enfoncé dans la région antérieure du corps. Même chez les Hésioniens, les Lycoridiens, les Sigalionides, etc., la tendance du bord antérieur du premier segment, de déborder de chaque côté le lobe céphalique, se fait plus ou moins sentir. Les Maldaniens ne sont donc pas isolés, sous ce rapport, parmi les Polychètes, seulement la soudure ou l'union des deux parties est bien plus complète que partout ailleurs.

Deux questions restent à examiner pour éclaircir complètement la morphologie du lobe céphalique des Maldaniens : la valeur morphologique de la plaque céphalique et celle des yeux unicellulaires latéraux.

La plaque céphalique. — Une coupe transversale (fig. 47) ou longitudinale permet de voir que cette plaque est formée par deux sortes de tissus : deux feuillets épidermiques unicellulaires et une couche de fibres intermédiaire. La couche épidermique a subi de très légères modifications, mais est en continuité parfaite avec l'épiderme du reste du corps ; elle fait un pli circulaire dont le feuillet interne est mince, et l'externe plus épais. Ce pli n'est que le bord de la plaque céphalique, dont le feuillet interne se continue avec l'épiderme qui forme la surface de la plaque céphalique et dont le feuillet externe se continue avec la paroi latérale du corps.

L'épiderme de toute cette région possède une cuticule (*Cu*) très épaisse, formée par plusieurs couches superposées, et deux sortes d'éléments cellulaires le composent ; d'abord des cellules de soutien (*Cl. s*), très minces et allongées, se colorant fortement par les colorants d'aniline et montrant du côté basal une structure fibreuse. Leur noyau est très allongé, effilé et fortement coloré par tous les

colorants ; la connexion cuticulaire se fait suivant une grande surface, ce qui veut dire que les cellules sont élargies du côté cuticulaire ; elles vont s'amincissant du côté basal, aussi leur extrémité basale est mince et cette extrémité se résout en nombreux filaments qui s'intriquent avec ceux des cellules voisines pour former l'épaisse et très résistante basale. Entre ces cellules sont enchâssées des cellules glandulaires (*Cl gl*), allongées aussi, et pourvues d'un orifice très distinct qui perce la cuticule. Ces deux sortes d'éléments sont naturellement plus longs dans la paroi externe que dans la paroi interne. Les cellules glandulaires sont moins nombreuses dans cette dernière que dans la première.

Les deux feuillets du pli qui forme le bord de la plaque sont réunis par un tissu fibreux qui n'est autre chose qu'une transformation des muscles pariétaux, présents dans tous les segments des Polychètes; on voit, en effet, à l'entrée de la fente du pli, ce tissu fibreux en continuité directe avec des bandes musculaires ayant l'aspect ordinaire des muscles de Polychètes. Du reste l'étude attentive de ce tissu (*M*) montre qu'il est formé par des éléments effilés, pourvus de noyaux très allongés, dont les extrémités se résolvent en filaments, et vont se perdre sur et dans la basale des deux feuillets épidermiques qui constituent le bord de la plaque ; souvent une de ces fibres musculaires, qui se colorent très fortement par les couleurs d'aniline et pas du tout par les couleurs de carmin, paraît être en communication directe avec une cellule de soutien de la paroi du pli ; ce n'est qu'une erreur cependant. Sur des préparations fixées à l'acide osmique pendant vingt-quatre heures et colorées à la safranine par la méthode de Flemming, on peut se convaincre facilement que, toujours, l'insertion de la fibrille musculaire se fait sur la basale et que jamais une cellule épidermique de soutien ne dépasse ni ne traverse cette basale. Comme les cellules épidermiques se terminent par de minces filaments et comme les éléments musculaires ont le même aspect à leur insertion sur la basale, on comprend que, sur des préparations insuffisantes, on ait pu croire à la continuité

de ces deux éléments. On a décrit en effet, et maintes fois, de pareilles dispositions qui, si j'en crois ma propre expérience sur un

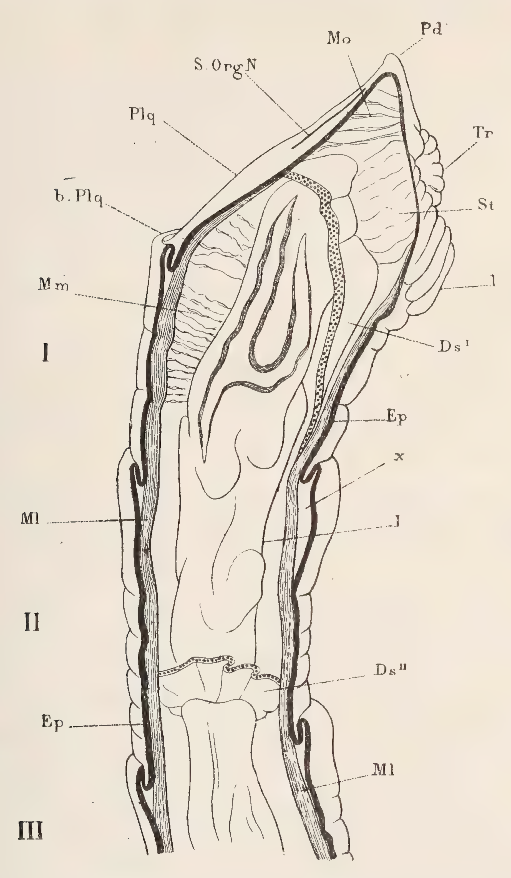


Fig. 8. — *Clymene lombricoides*. M. Edw. — Extrémité antérieure vue de profil. Une partie de la paroi dermo-musculaire a été enlevée pour permettre de voir l'organisation interne des segments. Gr. 8,8 d.

Pd, palpode ; *S.OrgN*, sillon de l'organe nucal ; *Plq*, plaque céphalique ; *b.Plq*, bord de la plaque céphalique ; *Tr*, trompe ; *l*, lèvre inférieure ; *I* à *III*, les trois premiers segments.
St, région interne de la trompe (stomodœum) ; *I*, tube digestif ; Ds^{i}, dissépiment du premier segment ; Ds^{ii}, dissépiment du deuxième segment ; *Mo*, muscles du lobe céphalique ; *Mm*, muscles mésentériques ; *Ml*, muscles longitudinaux ; *Ep*, coupe de l'épiderme : *X*, espace cavitaire limité par les muscles longitudinaux n'épousant pas les contours de l'épiderme.

grand nombre de Polychètes, ne reposent que sur des erreurs d'observation. Je n'ai jamais pu voir de cellules musculaires pénétrer réellement dans l'épiderme.

En dehors du bord de la plaque céphalique, les muscles prennent leur aspect ordinaire et forment des tractus nombreux s'insérant d'une part sur toute la surface de la plaque et de l'autre sur la paroi intestinale.

On voit donc que la plaque céphalique n'est qu'une modification légère de la paroi du corps, et il nous reste à nous demander à quelle région elle appartient. La disposition des muscles rétracteurs de la trompe va nous l'indiquer. Ces muscles, en effet, s'insèrent sur la plaque, immédiatement en arrière des sillons de l'organe nucal (fig. 8 texte), et sur les côtés, sur une ligne qui longe à quelque distance ces fentes.

Qu'est-ce que ces muscles? Leur position et leur insertion sur le tube digestif correspond exactement à celle des muscles qui existent chez d'autres familles et qui appartiennent au premier segment. Ils s'insèrent dans ce segment sur le flanc interne du pli qui le sépare du lobe céphalique. Partout ces muscles sont employés à former une partie des rétracteurs de la trompe, et ils s'insèrent sur le tube digestif exactement à l'endroit où finit la partie ectodermique, c'est-à-dire le stomodeum; ils sont donc l'homologue des diaphragmes segmentaires qui, chez beaucoup de Polychètes, relient l'intestin à la paroi du corps. Cela nous force à considérer comme n'appartenant pas au lobe céphalique tout ce qui est en arrière du diaphragme. Il faut donc voir dans la plaque céphalique des Maldaniens une modification spéciale de la paroi dorsale du premier segment.

Cette étude est encore une preuve apportée à l'appui de l'exactitude de l'interprétation du lobe céphalique dans cette famille.

Les yeux unicellulaires. — Reste à expliquer la présence des taches oculaires, dans un endroit qui, au moins en partie, appartient au premier segment. On sait que chez beaucoup de Polychètes (*Polyophtalmiens*, *Sabelliens*, etc.) des ocèles peuvent se trouver sur d'autres segments que le lobe céphalique. Il n'est donc pas étonnant qu'on en trouve chez les Maldaniens. En outre, il faut faire une distinction entre les yeux pluri-cellulaires qui se trouvent toujours sur

le lobe céphalique en connexion intime avec le cerveau, et entre les yeux uni-cellulaires disposés par groupes ou isolés ; si les premiers montrent chez les Polychètes une grande constance dans leur position, étant toujours pairs et toujours innervés par le cerveau moyen, les seconds naissent n'importe où, n'ont pas de valeur morphologique et ne se forment jamais au même endroit que les premiers, c'est-à-dire sur l'aire sincipitale. On peut donc complètement les négliger dans les interprétations morphologiques.

Au point de vue de leur structure (fig. 58, *Oe*), ce sont des cellules dont la partie cuticulaire s'est transformée en cristallin, et dont la partie basale, recouverte d'un pigment opaque, se termine par un filament qui n'est autre que la connexion basale. Ce sont du reste de simples cellules épidermiques transformées.

Comparaison avec d'autres types de Polychètes. — Les Maldaniens ne sont pas, au point de vue de leur lobe céphalique, aussi isolés qu'on pourrait le croire à première vue. Les Cirratuliens francs ont aussi leur extrémité antérieure terminée par une pointe conique, que Meyer (**88**) considère, avec raison, comme l'homologue des deux palpes des Cirratuliens du groupe des *Heterocirrus*. Chez ces deux formes, en effet, c'est le cerveau antérieur qui innerve au moyen de deux nerfs ces deux sortes de régions. Il n'est donc pas douteux que cette homologie ne puisse s'étendre aux palpodes des Maldaniens. Kukenthal (**87**) assimile la « papille antérieure » des Ophéliens, innervée par deux nerfs partant d'une paire de ganglions antérieurs, aux palpes du *Polygordius*. Il n'est pas douteux non plus que cette papille antérieure ne soit homologue du palpode des Maldaniens. La même chose peut se dire pour l'extrémité antérieure de ce que Eisig (**87**) nomme « Kopflappen » chez les Capitelliens et qui est innervée aussi par un faisceau de nerfs, naissant dans une masse cérébrale antérieure. Ces appendices antérieurs ont exactement la même structure et presque la même forme que le palpode des Maldaniens, et la seule différence que présente le lobe

céphalique de ces derniers avec celui des premiers, c'est une soudure moins prononcée du lobe céphalique avec le premier segment et une différence de forme de l'organe nucal.

Le groupe qui se rapproche le plus des Maldaniens, à ce point de vue, est le groupe des Téléthusiens, comme on peut s'en convaincre dans le travail de Ehlers (**92**). Chez *Arenicola marina* et *A. Claparedi*, il y a un « Kopflappen » à la base duquel se trouve l'encéphale, qui donne du côté postérieur deux nerfs se rendant aux deux fentes ciliées représentant l'organe nucal. Le prétendu « Kopflappen » n'est que le palpode des Maldaniens, dont il a la structure. Ces deux Arénicoles forment une série parallèle au type I des Maldaniens.

Chez *Arenicola Grubei*, il n'y a pas de « lobe céphalique distinct », c'est-à-dire de palpode, et l'encéphale a la forme d'une bandelette transversale peu épaisse. Cette structure ressemble à notre type III. Il y a donc chez les Maldaniens et chez les Téléthusiens deux séries parallèles.

Toutes les quatre familles passées en revue, et d'autres encore que nous négligeons, présentent des affinités réelles dont il doit être tenu compte dans une classification rationnelle.

Résumé. — L'extrémité antérieure du corps des Maldaniens est formée par une portion achète qui doit être considérée comme le résultat de la fusion du lobe céphalique avec le premier segment somatique.

Le lobe céphalique a subi des réductions notables, tant au point de vue de la grandeur qu'au point de vue des organes sensoriels qu'il supporte d'ordinaire. Il présente deux types à l'intérieur de cette famille ; un type plus primitif pourvu d'un appendice impair antérieur, le palpode, et un type dérivé du premier, chez lequel même le palpode a disparu. Dans les deux types, il y a un autre organe des sens, l'organe nucal, qui, chez tous les Maldaniens, a la forme de deux poches étroites et longitudinales, prenant naissance

un peu en arrière du palpode et s'étendant, plus ou moins loin, sur la face dorsale, des deux côtés de la ligne médiane.

Ces deux sortes d'organes des sens sont innervés par un encéphale en forme de bandelette plus ou moins épaisse et plus ou moins arrondie, dans lequel on ne peut distinguer de séparation en lobe ou ganglion. Cet encéphale, en communication avec l'épiderme sur une grande région de sa face supérieure et antérieure, a donc subi une réduction parallèle à celle du lobe céphalique. Le premier segment embrasse de chaque côté le lobe céphalique qui a la forme d'un coin et est tellement soudé avec ce dernier, qu'une limite réelle entre les deux ne peut être tracée ; néanmoins, l'étude anatomique peut permettre de constater que les deux régions ont conservé leur connexion normale.

Les yeux, qui forment une série de taches sur les côtés de la région antérieure, sont des yeux unicellulaires, n'ayant pas la valeur morphologique des yeux qui se trouvent sur le cerveau moyen des Polychètes rapaces, et paraissent formés, du moins en partie, sur la paroi du premier segment.

La plaque céphalique qui existe dans une série de Maldaniens est formée par un pli circulaire de l'épiderme et une transformation des éléments musculaires ordinaires à l'intérieur de ce pli et en dessous de la surface qu'il encadre. Cette formation appartient, à l'exception de la région occupée par l'organe nucal, au premier segment. En effet, plus de la moitié et le bord circulaire sont situés en arrière d'un dissépiment servant de rétracteur de la trompe. Ce dissépiment est l'homologue des dissépiments transversaux qui se trouvent dans le tiers postérieur des premiers segments du corps. Son insertion ventrale se fait à la place ordinaire, mais son insertion dorsale se fait un peu en arrière du bord postérieur des fentes de l'organe nucal. Il est probable que pourtant le dissépiment a conservé sa connexion primitive, mais que la portion du segment qui s'étend entre son insertion et le bord antérieur du second segment a subi un notable accroissement, et cela expliquerait pour-

quoi la bouche est ventrale et très en arrière de l'extrémité antérieure au lieu d'être antérieure et subterminale.

Le lobe céphalique tel qu'il vient d'être décrit peut être homologué, région par région, avec ceux moins déformés des Capitelliens, Cirratuliens et Ophéliens. L'homologie est surtout frappante avec les Téléthusiens où se trouvent aussi les deux séries de formes : avec palpode et sans palpode ; du reste, ces deux familles ont les plus étroites relations ensemble, comme le montrent aussi d'autres détails d'organisation.

CHAPITRE III

L'ORGANE NUCAL DES POLYCHÈTES.

Dans le chapitre précédent, il a été fait mention d'un organe sensitif situé dans la région supérieure et postérieure du lobe céphalique. Cet organe, si différent de forme, a pu néanmoins être considéré comme homologue dans les quatre familles étudiées, grâce à ses connexions constantes avec la même masse cérébrale, le cerveau postérieur.

Il s'agit maintenant de rechercher si cet organe nucal doit être considéré comme un organe typique des Polychètes, ou si c'est une acquisition cœnogénétique d'un certain nombre de familles. L'enquête sommaire qui suit est suffisante pour éclairer cette question.

Spengel (**81**, p. 32 et s.) est le premier qui ait essayé d'établir que l'organe nucal se trouvait très répandu chez les Polychètes. Il rassemble les renseignements bibliographiques existant de son temps et parvient ainsi à trouver, dans onze familles [*Euniciens*, *Lycoridiens*, *Syllidiens*, *Typhloscolécides*, *Phyllodociens*, *Tomoptériens*, *Polygordius*, *Saccocirrus*, *Ophéliens*, *Capitelliens*, *Ariciens*, *Sabelliens*], auxquelles il ajoute *Clenodrilus pardalis*, des organes qu'il est tenté d'homologuer, non sans certains doutes il est vrai, étant donné

le peu de notions qu'on avait de son temps sur leur innervation.

Il croit, à tort, que les otocystes des *Téléthusiens* sont des organes nucaux transformés.

Eisig (**87**, p. 498-500) ajoute encore les *Cirratuliens* et *Aelosoma* à la liste de Spengel et conclut à la « sehr weite Verbreitung » des organes nucaux dans la classe des Annelés. La grande différence qu'il y a entre ces organes dans les diverses familles ne doit pas être considérée comme ayant grande importance, car les mêmes grandes variations se produisent au sein de la même famille. Il combat l'opinion de Spengel sur les otocystes des Téléthusiens, objectant que les deux organes peuvent coexister chez le même animal.

Hatschek (**91**, p. 425) considère l'organe nucal comme typique chez les Polychètes, et cette opinion est partagée par Racovitza (**94**), qui ajoute les *Amphinomiens* à la liste des familles ayant un organe nucal, et par Pruvot et Racovitza (**95**), qui démontrent que les *Hésioniens* et les *Aphroditiens* sont aussi pourvus de cet organe.

Il est impossible d'exposer ici la bibliographie complète de l'organe nucal chez les Polychètes depuis le travail de Spengel, car elle se confond avec la bibliographie de la systématique de ces animaux, et cela n'aurait pas grand intérêt. Il faut se borner à citer les familles non marquées sur les listes antérieures chez lesquelles l'organe a été trouvé, et un seul auteur ou deux suffiront.

Keferstein (**62**, p. 106), chez *Glycera capitata*, et Saint-Joseph (**94**, p. 23), chez *Glycera gigantea*, et (p. 34) chez *Goniada emerita*, décrivent un appendice vibratile et rétractile de chaque côté de la base du lobe céphalique, qui est certainement un organe nucal.

Pruvot (**85**) a trouvé, chez *Nephthys Hombergi*, et Saint-Joseph (**94**, p. 17), chez *Nephthys cœca*, des fossettes dans la région postérieure du lobe céphalique, qui doivent être homologues à l'organe nucal.

Saint-Joseph (**91**, p. 106) décrit, chez *Sclerocheilus minutus,* deux organes exertiles du même genre.

PRUVOT (**85**) a soutenu que le canal excréteur des néphridies thoraciques des *Serpuliens* est formé par l'organe nucal transformé, et MEYER (**88**) a positivement démontré que l'interprétation de son devancier est juste, et il a constaté la même chose pour les *Hermelliens.*

EHLERS (**92**) a donné une description détaillée de l'organe nucal, soupçonné déjà par JOURDAN (**87**, p. 282), des *Téléthusiens.*

Dans le présent mémoire ont été étudiés (chap. II et IV) les organes nucaux des *Amphinomiens* et *Lycoridiens* déjà signalés, et ceux des *Chrysopétaliens* et *Maldaniens* décrits ici pour la première fois. A ces quatre familles, je puis ajouter les *Hésioniens*, en me bornant à déclarer que l'organe nucal se trouve parfaitement bien représenté chez *Psamathe cirrata* et *Fallacia sicula*, et qu'il forme deux bandelettes ciliées sur la région postérieure du lobe céphalique.

L'organe nucal se trouve donc représenté chez les familles suivantes :

Aphroditiens, *Chrysopétaliens*, *Amphinomiens*, *Euniciens*, *Lycoridiens*, *Néphtydiens*, *Glycériens*, *Syllidiens*, *Hésioniens*, *Phyllodociens*, *Tomoptériens*, *Cirratuliens*, *Capitelliens*, *Ophéliens*, *Scalibregmidés*, *Téléthusiens*, *Maldaniens*, *Ariciens*, *Hermelliens*, *Serpuliens*, *Archiannélides*, *Typhloscolécides*, donc chez la grande majorité des Polychètes. Les familles où l'on ne connaît pas sa présence, le plus souvent pour ne pas l'avoir cherché, contiennent les formes très dégradées et sûrement pas primitives. On peut donc dire que *l'organe nucal est un organe typique du lobe céphalique des Polychètes*, ce qui veut dire qu'il est hérité de la souche et non une nouvelle acquisition, ou encore que tous les Polychètes l'ont ou ont dû l'avoir à un certain stade de leur développement embryonnaire ou phylogénétique.

MORPHOLOGIE. — Les formes que peut revêtir cet organe chez les différents Polychètes sont extrêmement variées et pourraient faire naître des doutes sur la réalité de l'homologie qu'on s'est efforcé

d'établir. Il ne faut pas oublier, cependant, que l'organe nucal n'est que la spécialisation d'un point de la surface sensitive qu'on a appris à connaître sous le nom d'*aire nucale*. Cette spécialisation a pu se faire de différentes manières et séparément dans les différents groupes de Polychètes. La même chose se passe, du reste, pour les autres aires sensitives. Les palpes et les antennes n'ont pas la même forme dans les différents genres ou familles. Leur aspect peut même varier considérablement, comme on peut s'en convaincre sur les descriptions publiées plus haut (chap. II); cela n'empêche pas qu'ils ne soient homologues. Je ne veux pas dire que, par exemple, l'antenne impaire des Amphinomiens et l'antenne impaire des Euniciens sont strictement équivalentes, c'est-à-dire que toutes les deux dérivent également de l'antenne impaire de la souche commune aux deux familles. Cela peut être le cas, mais il se peut aussi que chacune ait acquis cet appendice sous l'influence des mêmes nécessités, mais d'une manière indépendante, après leur séparation de la souche, qui en était dépourvue. Ce que tous les Polychètes ont hérité de leur souche commune, ce sont les trois aires sensitives pourvues de leur cerveau respectif. Les organes des sens spécialisés n'ont été acquis qu'à des stades divers de leur évolution phylogénétique, et l'organe nucal comme les autres. L'énorme variation d'aspect de ce dernier montre, jusqu'à un certain point, qu'il en a été ainsi, car il est impossible de ramener la forme de tous les organes nucaux à une forme unique d'organe spécialisé. On peut, par contre, parfaitement s'imaginer comment une surface sensitive a pu donner naissance, par des modifications en plusieurs sens, à toutes les formes d'organes nucaux connus.

Il est impossible, dans l'état actuel des connaissances, de donner les différents sens de la variation de l'aire nucale primitive. Il n'est pas possible de démêler les familles qui ont acquis leur organe spécialisé d'une manière indépendante, ni de connaître celles qui l'ont hérité l'une de l'autre, pas plus que de séparer les ressemblances dues à l'hérédité de celles dues à la convergence. Ce qu'on peut

faire, c'est grouper grossièrement les différents organes nucaux dans les catégories suivantes :

1° La première catégorie renfermerait les formes dont l'organe nucal se rapproche le plus de l'état primitif d'aire sensitive. Dans ce cas, on a des surfaces ciliées en contact direct avec l'extérieur. Les *Lycoridiens*, *Hésioniens* et le *Staurocephalus* peuvent servir d'exemple.

2° Une autre catégorie présente l'organe nucal sous l'état très primitif d'aire ciliée ou bien sous forme de fossette peu indiquée ; mais dans les deux cas se montre un perfectionnement produit par le bord antérieur du premier segment qui recouvre l'organe et lui forme ainsi un appareil protecteur. Exemple : *Eunice*.

3° La troisième catégorie contiendra des formes chez lesquelles l'organe est plus développé, ce qui a nécessité la formation d'un pli en relief de l'aire sensitive. La surface qui reçoit les sensations est devenue de cette manière plus considérable. Exemple : *Amphinomiens*.

4° Cette catégorie comprend les formes chez lesquelles le pli, au lieu d'être en relief, prend la forme de fossette ou de poche. Exemple : *Maldaniens*.

5° Enfin, la dernière catégorie comprendra les formes dont l'organe nucal est aussi sous forme de poche ou fossette, mais dévaginable à volonté, ce qui constitue un grand perfectionnement. Exemples : *Polyophthalmus*, *Capitelliens*.

ANATOMIE ET HISTOLOGIE. — Tous les auteurs qui se sont occupés de cet organe constatent qu'il est formé par une modification, souvent très légère, de la paroi épidermique du lobe céphalique. Cela est très facile à voir, mais ce qui l'est moins, c'est la disposition des cellules et leur rôle ; aussi, sur ce sujet, les différents auteurs ne sont pas arrivés à une conception suffisante. Pour :

MEYER (**82**, p. 795-796), chez *Polyophthalmus*, l'organe est constitué par des cellules ciliées très allongées qui s'étendent de la cuticule jusque dans une couche ganglionnaire, où leur extrémité opposée

plonge. Le nerf nucal se ramifie dans cette couche ganglionnaire.

Spengel (**81**, p. 28-29) décrit, chez *Oligognathus*, des cellules ciliées très allongées et pénétrant avec leur extrémité basale dans une couche de cellules ganglionnaires, au milieu desquelles se ramifie la masse centrale fibreuse des appendices postérieurs [lisez : cerveau postérieur] du cerveau.

Pruvot (**85**) décrit l'organe nucal des *Hyalinœcia*, *Lumbriconereïs* et *Amotrypane*, comme formé de longues cellules ciliées.

Jourdan (**87**, p. 278 et s.) trouve chez *Eunice* de hautes cellules ciliées, en forme de fibres, « allant de la cuticule à cette sorte de basale qui constitue la limite inférieure de la substance ponctuée du cerveau ». Les cellules se terminent par des filaments qui s'enchevêtrent parmi les cellules de la couche nucléaire sous-jacente.

Eisig (**87**, p. 79 et s.) décrit chez *Notomastus* deux sortes de cellules. Des cellules ciliées en forme de massue et, entre elles, comme éléments de remplacement, des cellules en forme de fuseau. Les premières sont en communication par un ou plusieurs filaments avec une couche sous-jacente de fibres anastomosées, qui est formée par les branches du nerf nucal entré dans l'épiderme. Du reste, tous ces éléments sont tellement anastomosés les uns avec les autres, qu'ils forment une masse indissoluble, mais qui, néanmoins, est une modification de la paroi épidermique.

Ehlers (**92**, p. 264-265), chez *Arenicola*, n'a vu que des cellules ciliées très hautes.

Malaquin (**93**, p. 184-185), chez les *Syllidiens*, trouve « qu'il existe toujours deux lobes occipitaux de la substance médullaire (substance ponctuée de l'encéphale) se rendant dans ces organes (organes nucaux) et se mettant en rapport très intime avec les pieds des cellules columnaires épithéliales ».

Retzius (**95**) a découvert, chez *Nereis*, un organe sensitif particulier, dont il déclare ignorer la signification et qui n'est autre que l'organe nucal décrit dans le chapitre II de ce mémoire. Il constate qu'en arrière des yeux se trouvent deux aires semilunaires de cellules épi-

dermiques fusiformes. Au-dessous, presque contre le cerveau, se trouvent des cellules « opositipol-bipolaires », manifestement sensitives, dont l'un des prolongements pénètre entre les cellules fusiformes et l'autre se termine librement dans la masse ponctuée du cerveau.

Toutes les descriptions des auteurs précédents sont exactes, mais toutes aussi sont incomplètes, soit parce qu'elles ne donnent que l'aspect superficiel des coupes de l'organe nucal, soit parce qu'un des éléments est seul décrit, soit enfin parce que les rapports des éléments entre eux n'ont pas été élucidés. C'est Retzius, cependant, qui a décrit le mieux cette structure.

On trouvera dans le chapitre IV l'étude détaillée de l'organe nucal dans diverses familles. Je vais exposer sommairement ici les résultats de cette étude.

L'organe nucal dans son ensemble est une partie de la paroi épidermique dans laquelle on trouve les éléments cellulaires suivants :

1° *Cellules de soutien,* de forme variable, en général très allongées, pourvues d'une extrémité cuticulaire large et d'une extrémité basale effilée se résolvant en filaments intriqués dans la basale. Le cytoplasma a une structure fibrillaire et se colore fortement par l'acide osmique et la safranine. Ces cellules bordent les cellules glandulaires et vibratiles.

2° *Cellules glandulaires,* en forme de bouteille à col allongé, comme dans le reste de l'épiderme. Elles sont placées entre les cellules de soutien et ont la structure habituelle.

3° *Cellules ciliées* [en forme de massue (Eisig), columnaires (Pruvot, Jourdan, Meyer, Spengel, Ehlers, Malaquin), fusiformes (Retzius)] ayant une extrémité cuticulaire renflée et ciliée, et une extrémité basale effilée, terminée par des filaments intriqués dans la basale. Le cytoplasme est très granuleux et le noyau possède des chromosomes très petits et irréguliers.

4° *Cellules nerveuses épidermiques* [couche ganglionnaire (Meyer, Spengel), couche nucléaire (Jourdan), cellules de remplacement

(Eisig), cellules opositipol-bipolaires (Retzius)] formées par un corps protoplasmique de dimension variable, généralement faible, contenant un noyau arrondi ou légèrement ovoïde, à chromosomes petits, égaux et régulièrement disposés. L'extrémité cuticulaire est toujours constituée par un filament qui arrive jusqu'à la cuticule et qui passe entre deux cellules ciliées. L'extrémité basale forme aussi un ou plusieurs filaments ou fibres. Le filament unique, ou l'un des filaments quand il y en a plusieurs, se rend soit directement dans la substance ponctuée, pour s'y terminer, quand l'organe nucal est accolé au cerveau postérieur, ou bien forme un nerf nucal, quand l'organe est éloigné du cerveau.

5° *Cellules migratrices,* remplies d'un pigment jaune que *Haller* (**89**) a déjà signalé, avec doute il est vrai, dans la chaîne ganglionnaire de *Lumbricus agricola,* et dont la véritable nature et provenance a été démontrée expérimentalement par *Racovitza* (**95**). La disposition de ces éléments à l'intérieur de la paroi de l'organe nucal est irrégulière. Ils sont surtout cantonnés entre les extrémités basales des cellules.

Ces cinq catégories d'éléments sont les seules qui entrent dans la constitution de l'organe nucal. Leur connexion est toujours celle indiquée ; seulement leur position varie avec les diverses modalités que peut présenter l'organe nucal.

Au point de vue de l'importance, on peut diviser les cinq sortes d'éléments en trois catégories :

a) *Éléments essentiels.* — Ce sont les cellules ciliées et les cellules nerveuses épidermiques, car ce sont elles qui donnent à l'organe nucal son caractère.

Les premières ont une disposition constante ; elles s'étendent toujours de la cuticule à la basale de la paroi épidermique qui forme l'organe nucal, mais leur groupement sur l'aire nucale peut varier de diverses manières. Elles peuvent, par exemple, former une surface plus ou moins étendue (*Nereis*), des bandes longitudinales (*Euphrosyne)* ou équatoriales (*Chrysopetalum*), etc.

Les cellules nerveuses épidermiques ont toujours l'extrémité cuticulaire fibrillaire située entre les cellules ciliées et aboutissant à la cuticule, et leur extrémité basale, fibrillaire aussi, terminée dans la substance ponctuée, mais le corps cellulaire avec le noyau peut avoir des positions variées. Le corps cellulaire peut être situé dans la paroi épidermique même, et alors le filament basal est très long et constitue un nerf, tandis que le filament cuticulaire est très court (*Maldaniens*) ; ou bien le corps cellulaire a quitté la paroi épidermique pour se placer près de la masse du cerveau postérieur, et alors le filament cuticulaire est très long, et forme un nerf bien net (*Chrysopetalum*), si l'organe nucal est très éloigné du cerveau postérieur, ou un nerf très court (*Nereis*), quand l'organe nucal est tout contre le cerveau. Quoi qu'il en soit, les rapports *sont toujours les mêmes* dans tous les cas. Pour bien comprendre cela, il faut imaginer une fibre passant entre les cellules ciliées et aboutissant d'un côté à la cuticule et de l'autre à la substance ponctuée, et un corps cellulaire pouvant glisser le long de cette fibre. Quelle que soit la position du corps cellulaire, les connexions de la fibre seront toujours les mêmes, cela se comprend facilement.

Les éléments essentiels peuvent constituer à eux seuls tout l'organe nucal (*Nereis*) ou bien s'accompagner des :

b) *Eléments accessoires*, les cellules glandulaires et de soutien. Les premières sont généralement groupées, et forment des bandes longitudinales (*Euphrosyne*) ou bien des régions bien délimitées (*Chrysopetalum*), mais elles peuvent aussi être placées isolément parmi les cellules de soutien en des endroits déterminés, comme par exemple autour des orifices des organes nucaux en forme de fossettes ou poches (crête de l'organe nucal des *Maldaniens*). Les cellules de soutien bordent les éléments essentiels ou bien les cellules glandulaires.

c) *Eléments accidentels.* — Ce sont les cellules migratrices, qui génétiquement n'ont rien de commun avec les autres éléments, et dont la présence dans la paroi nucale est due à un phénomène de diapédèse excrétoire.

Développement et histogenèse. — On ne possède malheureusement que des données fort sommaires sur ce sujet. Le seul auteur qui en ait fait une étude sérieuse est

Kleinenberg (**86**, p. 31-73); aussi faut-il se borner à résumer ce que cet auteur a décrit chez *Lopadorynchus* et *Phyllodoce.* Dans la région préorale de la larve se trouvent deux plaques sensitives désignées sous le nom de « Sinnesplaten ». Aux bords en regard de ces deux plaques se forment les antennes postérieures, et aux bords opposés, l'épiderme se déprime pour former deux fossettes, les organes nucaux. Les cellules qui forment le fond de l'invagination prennent la forme de hautes pyramides et leurs noyaux reculent vers la base, pendant que le cytoplasme devient finement granuleux et clair. Des cils vibratiles naissent à la face libre de ces cellules.

Ensuite les cils s'allongent; deux cellules nerveuses de grande taille (Reflexzellen) apparaissent à la base de l'organe et envoient leur *prolongement principal entre les cellules ciliées.* A cet état l'organe n'est pas encore évaginable; mais bientôt les muscles apparaissent à sa face interne, et une partie de la paroi s'épaissit beaucoup par la multiplication des cellules [certainement nerveuses (*Auct.*)]. Quand les derniers caractères larvaires ont disparu, l'organe nucal devient de plus en plus ovoïde et il peut être dévaginé.

La paroi interne de la fossette nucale est en continuité avec la « Simesplatte », et à cet endroit a lieu une prolifération active des cellules en profondeur. Il se forme ainsi un ganglion nerveux qui se divise en deux : une portion interne qui se soude à l'encéphale en formant un lobe postérieur de chaque côté, et une portion externe qui reste unie à l'organe nucal et forme chez l'adulte le ganglion olfactif.

Physiologie. — Tous les auteurs sont d'accord pour considérer l'organe nucal comme un organe sensitif, sauf

Quatrefages (**50**, p. 14), qui fait de cet organe, chez *Polyophthalmus*, un appareil analogue à celui des Rotifères, destiné à amener à

la bouche les particules alimentaires. Mais l'accord est loin d'être établi en ce qui concerne la qualité de la sensation. Il est du reste difficile d'arriver à quelque chose de précis, étant donné que les expériences manquent complètement et qu'on est réduit aux conjectures.

KEFERSTEIN (**62**, p. 124) et FISCHER (**83**, p. 271) attribuent à l'organe nucal des *Capitelliens* une fonction tactile. Cette opinion doit être rejetée avec certitude, car les organes tactiles ont une toute autre structure.

MEYER (**82**, p. 796), KLEINENBERG (**86**) et EISIG (**87**, p. 703-705) attribuent à l'organe nucal une fonction olfactive. Le dernier constate que les fonctions visuelles, tactiles, gustatives et auditives sont représentées, chez les Polychètes, par des organes dont la fonction a pu être déterminée avec assurance. Il ne resterait donc que la fonction olfactive pour l'organe nucal.

JOURDAN (**87**, p. 283) pense que tout ce qu'on peut dire c'est que ce n'est pas un organe visuel, tactile ou auditif. Il est téméraire de lui attribuer la fonction du goût [l'auteur ignore que ces organes existent chez les Euniciens (*Auct.*)] ou d'odorat. Il est difficile de déterminer les fonctions sensorielles des animaux aquatiques, et il est possible que ces organes aient des fonctions mixtes (olfactives et tactiles, par exemple). En tout cas, les organes nucaux ne sont pas des organes bien actifs. Pourquoi? (*Auct.*)

MALAQUIN (**93**, p. 185-186) soutient que ce n'est pas un organe olfactif. Ne serait-il pas plutôt « chargé de percevoir les ondes liquides produites par un mouvement étranger? La disposition en fossette de l'organe [Malaquin oublie que ce n'est pas le cas général (*Auct.*)] et surtout celle qui existe chez *Odontosyllis* et *Eusyllis*, où, grâce à la lame protectrice qui peut à volonté, en se relevant, augmenter la perception sensorielle, sont favorables à cette hypothèse ». [Pourquoi? (*Auct.*)]

L'opinion de Malaquin ne paraît pas justifiée. Comment un organe, dont les cils produisent un courant d'eau continuel à sa sur-

face, peut-il enregistrer les ondes liquides produites par les mouvements étrangers? Très souvent il est en forme de fossette très profonde, non dévaginable, où les mouvements de l'eau ont peine à se faire sentir. Les Polychètes munis de longs appendices se rendent compte, par les mouvements imprimés à ces derniers, des variations dans l'état statique de leur milieu.

La fonction olfactive, quoique non démontrée, me paraît plus probable et cela pour les raisons suivantes :

En procédant par élimination, il ne reste que cette fonction à attribuer à l'organe nucal, qui a une structure différente de tous les autres organes des sens.

Cet organe possède des cellules vibratiles, des cellules glandulaires et des cellules nerveuses ressemblant tout à fait aux éléments analogues des épithéliums olfactifs des animaux supérieurs. Ces trois ordres d'éléments sont caractéristiques des organes olfactifs en général.

Si l'on observe les Polychètes à organes nucaux dévaginables, on voit qu'ils ne les évaginent que lorsqu'ils sont tout à fait tranquilles, après que les mouvements de l'eau ont cessé. Dès qu'on remue l'eau du récipient qui les contient, ils les rétractent avec rapidité. Il résulte de là qu'ils n'évaginent pas l'organe pour avoir une sensation plus nette des ondes liquides. Au contraire, dès qu'ils ont la sensation d'un mouvement étranger au moyen d'autres organes, ils s'empressent de mettre leur organe nucal à l'abri du danger qui s'annonce. L'organe nucal sert aux Polychètes justement quand il n'y a pas de mouvement dans le milieu liquide où ils sont plongés. Les cils qui sont à sa surface forcent les couches liquides à passer sur l'organe pour être examinées successivement. C'est, il semble, la meilleure manière d'interpréter la structure de cet organe et l'usage qu'en font les animaux.

Transformations morphologiques et fonctionnelles. — Chez les *Serpuliens* et *Hermelliens*, l'organe nucal subit une transformation bien curieuse.

Pruvot (**85**, p. 116) a émis l'idée que l'extrémité supérieure des glandes thoraciques de *Serpula* est l'homologue de cet organe, et

Meyer (**88**, p. 629-634) a démontré l'exactitude de cette interprétation aussi bien pour les Serpuliens que pour les Hermelliens. Meyer a démontré, en effet, que l'orifice des néphridies thoraciques est situé sur le lobe céphalique. Au point de vue du développement, toute la partie ectodermique du canal néphridial appartient à la région préorale et ne se réunit que secondairement au reste de la néphridie, qui appartient au second segment. Même pendant un certain temps, les deux tubes néphridiaux s'ouvrent séparément en arrière de l'orifice définitif, qui se développe comme une fente ciliée, accolée à la portion de l'encéphale qui correspond au cerveau postérieur. Les nerfs correspondant aux nerfs nucaux des autres Polychètes innervent aussi cette région des néphridies thoraciques.

Si cette interprétation est exacte, il n'en est pas de même de celle de

Spengel (**81**, p. 32), qui considère les otocystes des *Arenicola* comme des transformations de l'organe nucal. Cela n'est pas possible ; d'abord parce que les deux catégories d'organes coexistent chez les mêmes formes, et ensuite parce que l'organe nucal appartient à la région céphalique et l'otocyste à la région somatique.

Comparaison avec les autres groupes. — Citons seulement les *Oligochètes*, animaux dérivés des Polychètes, qui sont pourvus quelquefois de cet organe (*Ctenodrilus*, *Aelosoma*). Les fossettes vibratiles de *Nemertes* sont probablement les homologues de ces organes, et aussi les organes ciliés des *Planaires*. N'ayant pas d'observations nouvelles à présenter à ce sujet, je me borne à ces indications.

Résumé. — Les Polychètes possèdent à la face postérieure du lobe céphalique une aire sensitive, l'*aire nucale*, sur laquelle se déve-

loppe, dans la grande majorité des cas, un organe des sens spécialisé, l'*organe nucal*.

L'aire nucale, par sa présence constante et ses connexions toujours les mêmes, doit être considérée comme *typique* pour les Polychètes, c'est-à-dire héritée de leur souche. Par contre, les organes nucaux, qui n'existent pas toujours et qui sont d'une variabilité très grande, peuvent être considérés comme des acquisitions indépendantes de chaque famille ou groupe de familles.

Il n'est pas encore possible de grouper ces organes d'après les relations phylogénétiques qui unissent les Polychètes qui les portent ; aussi doit-on se borner à les grouper au moyen de leur forme extérieure. On obtient alors les cinq catégories suivantes :

1° Surfaces plus ou moins planes en contact direct avec le milieu ambiant ;

2° Surfaces planes ou fossettes peu profondes pourvues d'un appareil protecteur formé en général par le bord antérieur du premier segment ;

3° Crêtes et plis faisant plus ou moins saillie à la surface épidermique ;

4° Fossettes ou poches profondes non dévaginables ;

5° Fossettes dévaginables. Il va sans dire qu'on trouve tous les intermédiaires entre quelques-unes de ces catégories.

L'organe nucal est une modification de l'épiderme, et toutes les parties qui entrent dans sa constitution ne sont que des transformations des parties constituantes de cette couche cellulaire. Les éléments qui peuvent entrer dans sa constitution n'ont pas la même importance. Il y a les *éléments essentiels* qui donnent leur caractère à l'organe et qui peuvent exister seuls. Ce sont les cellules ciliées ou vibratiles qui ne dépassent pas l'épaisseur de l'épiderme, et les cellules nerveuses fusiformes, dont le prolongement cuticulaire passe en deux cellules de la première catégorie et dont le prolongement basal se rend dans le cerveau postérieur. Les prolongements cuticulaires et basaux peuvent l'un ou l'autre former un nerf, sui-

vant que le corps cellulaire de la cellule nerveuse est placé près du cerveau ou dans l'épaisseur de l'épiderme. Les *éléments accessoires* sont les cellules de soutien et les cellules glandulaires ; ces dernières forment en général des agglomérations bien délimitées. Enfin il y a un *élément accidentel*, la cellule migratrice, comme dans le reste de l'épiderme.

Le développement de l'organe nucal montre aussi que son origine est purement épidermique, et montre que les relations entre les cellules nerveuses et vibratiles sont primitives.

La fonction de l'organe est probablement une fonction semblable à la fonction olfactive des animaux supérieurs. La structure de l'organe et l'usage que paraissent en faire les Polychètes le démontre jusqu'à un certain point.

Chez les Serpuliens et Hermelliens, cet organe forme la partie ectodermique du canal des néphridies thoraciques.

On trouve des organes analogues à l'organe nucal chez les Oligochètes, Nemertiens et Planaires.

CHAPITRE IV

STRUCTURE HISTOLOGIQUE DE LA RÉGION NUCALE.

I. — **Euphrosyne Audouini** (Costa).

(Pl. II, fig. 11-17, et pl. III, fig. 18-21.)

§ 1. — Historique.

Mac Intosh (**94**, p. 55-57) est le seul auteur qui se soit occupé de la structure intime de la caroncule. Il constate que cet organe, en forme de langue, a une cuticule mince, et que la plus grande partie de la masse interne est formée par des cellules hypodermiques et des granules. Il décrit ensuite une quantité de fibres, qu'il considère comme musculaires, et qui sillonnent l'organe dans tous les sens. La description est tellement obscure, et les figures sont si peu claires que, malgré l'application que j'y ai mise et malgré la connaissance personnelle que j'ai de l'organe, je n'ai rien pu comprendre. Ainsi, il décrit une espèce de voûte formée de fibres muscu-

laires dont les éléments pénètrent (!), en s'irradiant, dans l'hypoderme, fait qui serait unique, s'il était exact, car personne à ma connaissance n'a trouvé des muscles entre les cellules épidermiques des Polychètes. En dessous de la voûte sont des muscles qui s'insèrent sur le raphé buccal; cette origine des muscles longitudinaux est exactement observée comme on le verra plus tard. Il dit aussi que le cerveau donne un nerf en arrière pour la caroncule, ce qui est inexact, et différentes fibres tout autour pour le même but, ce qui n'existe pas. L'auteur a certainement confondu les fibres musculaires avec les cellules de soutien très allongées de la paroi de la caroncule. Il prend aussi le cerveau postérieur pour un organe glandulaire à cause du pigment qui s'y trouve. Les dessins qui accompagnent le travail sont tout à fait rudimentaires, et représentent des coupes mal orientées sur lesquelles aucune cellule n'a été figurée.

Racovitza (**94**) décrit sommairement le cerveau postérieur et l'innervation de l'organe nucal en leur donnant leur véritable signification. Il déclare que la structure histologique de ce dernier ressemble à la structure histologique des organes similaires des autres Polychètes. C'est ce qui reste maintenant à démontrer.

§ 2. — La caroncule.

Disposition générale des éléments (fig. **11**-**14**). — Pour la forme extérieure et pour la situation, je renvoie à ce qui a été dit à propos du lobe céphalique (chap. I).

Un coup d'œil jeté sur les figures représentant les coupes longitudinales (fig. **11**, **12**), ou les coupes transversales (fig. **13**), montre que la caroncule n'est qu'une simple évagination de la paroi postérieure du lobe céphalique. C'est une espèce d'ampoule dont l'orifice est plus étroit que le diamètre, qui a été forcée de prendre une forme allongée, parce que la partie postérieure du lobe céphalique a été resserrée entre les moitiés des premiers segments, rabattues en avant. En même temps, trois plis longitudinaux se sont formés. Un pli médian, à paroi épaisse sur toute son étendue, pourvu d'une cavité centrale bien marquée. C'est ce que j'ai appelé le *lobe médian* (*OrgN. lm*). Il est flanqué, de chaque côté, d'un pli (le lobe latéral, *OrgN. ll.*) beaucoup plus bas, ayant le flanc interne très épais, tandis que le flanc externe est très mince. La cavité centrale de ces deux

plis n'est que virtuelle, les deux flancs étant appliqués l'un sur l'autre.

La cuticule de la face dorsale du premier segment et du reste du lobe céphalique se poursuit d'une manière ininterrompue sur la caroncule et les cellules de l'épiderme font de même. Cela ne présente pas la moindre difficulté d'interprétation, quoique les cellules de la paroi caronculaire aient subi des modifications particulières qui seront étudiées plus tard.

Il paraît en être autrement pour les muscles; en effet, on distingue dans la caroncule deux sortes de groupements de ces éléments.

On trouve d'abord les muscles transversaux (*Mc*, fig. 13), situés seulement en dessous de la fente longitudinale qui donne accès dans l'ampoule formée par l'organe nucal. Ils forment, sur toute la longueur de la fente, une espèce de grillage transversal, à barreaux assez larges.

Viennent ensuite les muscles longitudinaux (*Mn* et *Mo*, fig. 12), perpendiculaires sur les premiers ; ils passent entre les fibres des muscles transversaux et vont s'insérer, d'une part, sur toute la basale qui tapisse la face interne du lobe médian de la caroncule, et, d'autre part, une partie s'insère sur un pli de l'œsophage (*I*), qui se trouve en dessous de la caroncule, tandis que d'autres fibres, moins nombreuses il est vrai, s'insèrent aussi sur l'œsophage, mais légèrement en arrière. Comme l'insertion supérieure de ces muscles suit toute la paroi interne du lobe médian, il se forme ainsi, à l'intérieur de la caroncule, un dissépiment musculaire (*Mn*) situé exactement dans le plan sagittal du corps. Cet appareil musculaire, si bien développé et si particulier, est une simple modification, au fond très légère, de la disposition habituelle des muscles de la paroi céphalique. En effet, les muscles transversaux (*Mc*) sont en continuation directe avec les muscles qui suivent la paroi céphalique, et les muscles longitudinaux ou nucaux (*Mo* et *Mn*) font partie des muscles qui traversent en tous sens la cavité céphalique. Lors de la formation des trois plis qui ont donné naissance à la caroncule, les muscles

circulaires ou pariétaux sont restés en place, n'ayant pas été intéressés par la formation de l'ampoule; au contraire, les muscles obliques, insérés sur la basale de la région épidermique qui a été distendue et plissée, ont dû suivre cette région dans les mouvements qu'elle a subis. Ils ont gardé leur connexion habituelle; leur longueur seule est devenue plus considérable.

Le péritoine revêt, comme d'habitude, les fibres musculaires et la basale de l'épiderme caronculaire, non occupée par ces dernières, et se continue naturellement avec le reste du péritoine du cœlome céphalique.

On voit donc que l'organe nucal, ou la caroncule, est formé exactement des mêmes parties qu'une portion quelconque de la paroi du lobe céphalique. Il nous resterait à expliquer la formation et la signification du nerf nucal et du cerveau postérieur. Cela fera l'objet d'un autre paragraphe. Passons maintenant à l'étude histologique de chacun des éléments caronculaires dont la disposition générale a été étudiée plus haut.

Cuticule (fig. 14 et 19, *Cu*). — Cette membrane présente une structure tout à fait particulière qui, je crois, n'a pas été signalée encore chez les Polychètes; on y distingue deux niveaux.

Le niveau inférieur (*Cu*), celui qui se trouve immédiatement au-dessus des cellules de l'épiderme, présente l'aspect et la structure d'une cuticule ordinaire. C'est une membrane hyaline, montrant sur les coupes une succession de couches qui sont bien distinctes, surtout aux plis; l'épaisseur de ce niveau est, en général, assez grande, mais c'est dans les plis que l'épaisseur devient considérable. A sa partie supérieure se trouve un autre niveau (*Cu. b*), dont l'épaisseur dépasse légèrement celle du niveau inférieur; les éléments qui le constituent sont de petits cylindres hyalins, paraissant formés de la même substance que la cuticule. Ces bâtonnets sont placés côte à côte, et ce sont eux qui donnent à la caroncule l'aspect duveté qui la caractérise. La plus grande hauteur des bâtonnets est

réalisée au sommet des trois plis de la caroncule. Ils disparaissent, par contre, complètement dans les gouttières ciliées; à cet endroit aussi le niveau inférieur s'amincit beaucoup.

Épiderme. — Dans la caroncule, comme dans toutes les régions du corps, cette couche cellulaire se compose des éléments suivants, qui seront successivement étudiés : Les cellules de soutien, les cellules glandulaires, les cellules nerveuses et les cellules migratrices, auxquelles viennent s'ajouter, dans la paroi caronculaire, les cellules ciliées. La plus grande épaisseur de la paroi épidermique se trouve réalisée dans la région moyenne de la caroncule et, pour préciser davantage, dans le lobe médian et les flancs internes des lobes latéraux. En avant et en arrière, l'épaisseur diminue beaucoup, et dans le flanc externe des lobes latéraux l'épiderme ne forme qu'une mince membrane de cellules aplaties.

1. Cellules de soutien (fig. 14, 15 et 20, *Cl. s*). — Dans les flancs externes des plis latéraux de la caroncule, ces éléments ont exactement la même apparence que dans l'épiderme ordinaire du corps. Ce sont des cellules allongées, pourvues de noyaux ovales qui touchent d'un côté à la cuticule (*connexion cuticulaire* [1]) qu'elles sécrètent, et qui, de l'autre côté, intriquent leurs filaments postérieurs (*connexion basale*) avec ceux des cellules voisines pour former une membrane basale. Au fur et à mesure que la paroi épidermique augmente

[1] Un des résultats de l'étude exposée dans ce chapitre sera de démontrer que toute la région nucale provient de la transformation d'une partie de l'épiderme céphalique. Dans l'épiderme, les cellules sont placées à côté l'une de l'autre sur une seule rangée. Tous ces éléments arrivent d'un côté à la cuticule et de l'autre à la basale. J'ai donné à l'extrémité qui touche la cuticule le nom d'*extrémité cuticulaire* (*kc*), et à l'autre : *extrémité basale* (*kb*). Ces extrémités conservent toujours les mêmes rapports avec la cuticule et la basale, quelles que soient les modifications subies par le corps cellulaire. De là il résulte que toute cellule épidermique est typiquement *bipolaire*, et possède, à l'intérieur de la paroi épidermique, deux connexions constantes que j'ai nommées *connexion cuticulaire* et *connexion basale*. Il sera tenu compte dans la description de chaque catégorie de cellules de ces deux connexions et extrémités.

en épaisseur, ces cellules subissent une modification considérable par le fait de l'allongement qu'elles doivent supporter.

A cet état de transformation (fig. 14 et 15), ces éléments sont formés par une partie distale plus ou moins conique qui contient le noyau, et par une partie, extrêmement allongée et très mince, qui va se terminer à la basale. Le noyau suit la forme générale de la cellule; plus la cellule est étirée et plus le noyau devient long. Ceci arrive surtout dans les plis qui séparent le lobe médian de la caroncule des lobes latéraux. La chromatine est distribuée en petits granules, de forme irrégulière, et le réseau achromatique est très difficilement visible. Le cytoplasma se colore très fortement par la safranine et par l'acide osmique. Du côté cuticulaire, dans la partie plus épaissie de la cellule, on observe des granulations sphériques, de grosseur variable, distribuées surtout autour du noyau. La connexion cuticulaire (*kc*) se fait sur un large espace, d'autant plus large que la paroi épidermique est plus épaisse. Cela s'explique par le fait qu'à cet endroit les cellules sont éloignées l'une de l'autre, beaucoup plus que dans les plis, par exemple. La connexion basale (*kb*) s'établit naturellement à l'aide des filaments, dans lesquels se résout la base de la cellule, mais très souvent cette disposition primitive ne peut plus être discernée, car la basale forme une membrane compacte.

Les cellules de soutien ont dû être accolées primitivement les unes aux autres sur toute leur longueur, mais elles ont été séparées, plus tard, à cause du développement des cellules inférieures, sur une grande partie de leur étendue et notamment dans la partie effilée de leur corps cellulaire. L'union des cellules entre elles ne peut donc se faire que du côté cuticulaire et du côté basal. Dans le premier cas, dans les endroits où la paroi est très épaisse, ces cellules ont sur les coupes transversales la forme de T, aussi l'union ne se fait-elle que suivant les petites branches verticales du T; dans d'autres endroits, l'union se fait sur une plus ou moins grande partie de leur paroi latérale. Du côté basal, l'union se fait naturellement au moyen des filaments terminaux.

2. Cellules glandulaires (fig. 14, *Cl. gl*). — Ces cellules forment une bande étroite et longitudinale sur le sommet des trois lobes de la caroncule. Elles ont la forme pyramidale, elles sont épaisses et volumineuses ; leur noyau est plus ou moins ovale et situé dans le tiers inférieur de la cellule. La substance chromatique est distribuée en très fines granules, et il n'y a pas de nucléole. Le cytoplasma, dans les préparations fixées à la liqueur de Flemming, paraît formé d'une masse de très fines granules, mais le sublimé montre qu'il est divisé en vésicules sphériques de dimension égale. La connexion cuticulaire se fait sur un très large espace et la connexion basale se fait comme toujours par les filaments terminaux qui se confondent dans la basale. L'union des cellules entre elles se fait sur toute la paroi latérale et par l'intrication des filaments terminaux. Sur une coupe transversale, on trouve, en général, deux ou trois de ces cellules, flanquées à droite et à gauche par un groupe de cellules de soutien unies entre elles sur toute leur longueur, et unies de la même manière aux cellules glandulaires.

3. Cellules ciliées (fig. 14 et 20, *Cl.v.*). — Ces éléments sont fusiformes ; ils commencent, à la cuticule, par une extrémité renflée qui diminue jusque vers la moitié de la longueur totale ; puis arrive un renflement assez important qui contient le noyau, et ensuite la cellule s'effile encore une fois. Du reste, la forme de ces cellules dépend de la place que lui laissent les autres éléments, et souvent on peut voir que ces cellules ont plus ou moins la forme pyramidale. Leur noyau est plus gros que celui des autres cellules ; il est ovalaire et sa chromatine est distribuée en granules de forme irrégulièrement arrondie. Le cytoplasma, quel que soit le mode de fixation, est très finement granuleux et faiblement coloré.

La connexion basale (*kb*) se fait à l'aide des filaments terminaux, mais la connexion cuticulaire (*kc*) présente une particularité importante. Dans les nombreuses coupes que j'ai examinées, le cytoplasma n'arrivait jamais jusqu'à la cuticule très mince qui limite cette région vers l'extérieur. Le bord des cellules (*pl*, fig. 14) à cet endroit

forme une ligne très irrégulière. En regardant de plus près et avec de très forts grossissements, on aperçoit que le bord de la cellule donne de petits prolongements, et chaque prolongement se poursuit dans un cil qui traverse la cuticule par un orifice. Il y a donc au-dessus du plasma cellulaire un espace qui n'est occupé que par les racines des cils. C'est ce que les différents auteurs ont appelé le *plateau* (*pl*), s'imaginant avoir affaire à une région striée du protoplasma. Les cils ne sont donc que des filaments protoplasmiques ayant formé à leur surface une substance plus compacte et plus claire que le plasma cellulaire, une sorte de cuticule extrêmement mince. On sait que ce phénomène se passe souvent à la surface de masses protoplasmiques placées en contact direct avec l'extérieur. La minceur de la cuticule s'explique aussi par le fait que la cellule de soutien type, pourvue d'un puissant pouvoir « cuticuligène », en se transformant en cellule vibratile a perdu une partie de ce pouvoir au profit d'autres propriétés qui caractérisent cette dernière.

L'union des cellules ciliées entre elles se fait sur toute leur surface latérale et aussi, dans la basale, par l'intrication des filaments basaux. Avec les cellules de soutien qui limitent la bande ciliée des deux côtés, l'union se fait exactement de la même manière.

Il n'est pas douteux que ces cellules, ayant les mêmes connexions que les cellules de soutien et que les cellules glandulaires, ne soient des formations absolument homologues de ces dernières. Si, chez les cellules de soutien, c'est la structure membraneuse, filamenteuse, qui a pris un développement considérable aux dépens des autres propriétés protoplasmiques, chez les cellules glandulaires c'est la propriété sécrétrice, et chez les cellules ciliées c'est la propriété de former des cils ; mais, au fond, tous ces éléments divers se réduisent à une même forme de cellules primitives qui possèdent, au même degré et également développées, toutes les propriétés protoplasmiques.

On a vu que la distribution des cellules sensitives se fait d'une manière parfaitement régulière. Elles forment des sillons longitudi-

naux sur les trois lobes de la caroncule. Ce qui démontre qu'il n'en a pas été primitivement ainsi, c'est la présence de ces éléments aussi sur d'autres régions de la caroncule. On trouve, en effet, une (fig. 14), rarement deux, de ces cellules irrégulièrement distribuées à la surface de l'organe. Dans ce cas, leur structure est identique à ce que nous avons vu plus haut et elles sont enchâssées aussi entre les cellules de soutien. Il est possible que, primitivement, la caroncule ait été formée par une évagination épidermique contenant un grand nombre de cellules ciliées irrégulièrement distribuées. Ce n'est que plus tard que ces éléments se seraient rangés en lignes parallèles, probablement en même temps que se produisait l'aplatissement latéral de la caroncule.

4. Cellules nerveuses épidermiques (fig. 14-15 et 18-19, *Cl.n.ep*). — On trouve ces éléments en grand nombre entre la basale et la partie renflée des cellules de soutien, parmi les régions allongées de ces dernières. On les observe sous deux formes principales, suivant qu'on a affaire à un endroit passant près d'une bande ciliée ou à un endroit éloigné de cette dernière et, de même, leur forme varie suivant que la coupe passe du côté antérieur ou postérieur, ou dans le milieu de la caroncule.

La figure 15 montre une coupe à 1/300 de millimètre, passant dans le tiers antérieur de la caroncule, à l'endroit où se forme le pli qui sépare le lobe supérieur d'un des lobes latéraux de la caroncule. Les cellules nerveuses (*Cl.n.ep.*[3]) sur le milieu de la coupe ont une forme à peu près triangulaire ; le noyau est rond, clair et pourvu de chromatine distribuée en granules sphériques, régulièrement distribuées à l'intérieur du caryoplasma. Il n'y a pas de nucléoles et le réseau achromatique n'est pas visible. Le cytoplasma est fortement coloré par l'acide osmique et se présente comme une masse très finement granuleuse et non homogène. La partie, en effet, qui environne le noyau est plus fortement colorée que le reste, et il y a même sur les bords une mince bande qui ne paraît pas être colorée du tout. De chacun des angles de la cellule part un filament qui très rapi-

dement devient d'une très grande finesse. En général deux de ces filaments sont dirigés dans un plan perpendiculaire et sont situés, à peu près, l'un sur le prolongement de l'autre ; l'une des fibres (*N.kc*) se dirige vers la partie supérieure, c'est-à-dire vers la bande ciliée; l'autre (*N.kb*) se dirige du côté inférieur, c'est-à-dire vers une branche du nerf nucal. Un troisième filament est situé dans le même plan que les deux précédents, seulement sa direction est perpendiculaire à la direction des premiers et il se dirige vers la basale (*Bs*). En certain endroit de la coupe, on voit que le filament supérieur se dirige vers la cuticule (fig. 19, *kc*) et paraît arriver jusqu'à cette dernière. Cela ne se voit pas chez toutes les cellules, car les filaments ne sont que rarement assez courts pour avoir leur origine et leur terminaison près l'une de l'autre. Mais quoi qu'il en soit, les exemples que j'ai pu voir me permettent de dire avec beaucoup de certitude que le filament supérieur forme la connexion cuticulaire de la cellule.

Ces cellules à filaments supérieurs courts sont celles qui sont le plus rapprochées des cellules ciliées. Plus on s'éloigne de ces dernières, plus on voit le filament augmenter de longueur. Il est donc permis de supposer que même les cellules de la base du lobe médian dirigent leurs filaments supérieurs vers les bandes ciliées, et que ces mêmes filaments arrivent à la cuticule qui recouvre les cellules vibratiles. J'ai fréquemment vu le filament inférieur se terminer dans la basale et s'enchevêtrer avec les filaments des autres cellules. On est donc en droit de conclure que tous les filaments ayant cette direction sont au moins l'une des extrémités basales des cellules nerveuses, et qu'ils sont homologues des extrémités basales des autres catégories de cellules. Enfin le troisième filament se rend dans le nerf nucal, mais il n'a pas pu être suivi au delà. Comme le nerf se rend dans le cerveau postérieur et comme ce dernier est recouvert par une basale, on peut considérer ce filament comme une seconde extrémité basale de la cellule nerveuse.

On ne trouve jamais de cellules ayant plus de trois filaments, mais

on en trouve qui paraissent en avoir moins; ainsi, dans la figure 18, on voit des cellules fusiformes (*Cl.n.ep*²), extrêmement allongées, pourvues de deux filaments seulement. On reconnaît dans l'un le filament formant la connexion cuticulaire, dans l'autre celui qui constitue la connexion basale. On n'aurait donc, dans ce cas, qu'une seule connexion basale.

D'autres éléments (fig. 15, *Cl.n.ep*²) sont aussi fusiformes, mais ils présentent un filament ou extrémité basale (*kb*), et un filament situé dans le prolongement du premier (*kc*), qui n'a pas pu être suivi, mais qui probablement établit la connexion cuticulaire. D'autres cellules encore, paraissent unipolaires (fig. 15, *Cl.n.ep*¹) avec, soit seulement des connexions basales, soit une connexion cuticulaire, soit avec seulement un filament se rendant dans le nerf. D'autres éléments sont parfaitement arrondis (*Cl.n.ep*⁰) et ne paraissent avoir aucun prolongement. Toutes ces formes de cellules sont sûrement de même nature, comme le montre l'identité de structure de leur protoplasme et de leur noyau. Seules les cellules bipolaires et les cellules tripolaires existent en réalité ; il est probable, en effet, que les autres sont des produits artificiels, c'est-à-dire des coupes de cellules bipolaires ou tripolaires. Il faut les considérer comme des portions de cellules et non pas des cellules entières.

Ces éléments cellulaires ne sont nullement unis entre eux et nulle part je n'ai pu voir des anastomoses de filament. J'ai remarqué pourtant deux cellules très rapprochées l'une de l'autre et réunies par un gros tractus protoplasmique très court. Ce sont certainement deux cellules provenant de la division d'une cellule mère et non encore séparées l'une de l'autre. Ces deux cellules étaient dépourvues de tout autre filament, ressemblaient donc absolument aux cellules sphériques et sans prolongement (*Cl.n.ep*⁰) que j'ai décrites plus haut. On peut se demander si ces dernières ne sont pas des cellules qui vont subir une division.

L'union des cellules nerveuses avec les cellules de soutien ne se fait pas comme pour les autres éléments. Les cellules nerveuses et leurs

filaments sont intriqués dans l'espèce de grillage formé par les parties effilées des cellules de soutien. Les filaments des extrémités basales s'intriquent avec les filaments terminaux des autres cellules, et les filaments qui forment la connexion cuticulaire s'appliquent probablement, sur une certaine étendue, contre la paroi des cellules ciliées ou de soutien.

La distribution des cellules nerveuses épidermiques, à l'intérieur de la paroi de la caroncule, est la suivante: dans la région médiane du lobe impair et dans la région médiane du flanc interne des lobes latéraux, ces cellules sont très abondantes et la distance qui sépare la basale de la cuticule est très considérable. Dans le lobe médian, il faut distinguer encore la région qui est au-dessous des bandes ciliées de la région qui est entre ces bandes ; dans la première, les cellules sont très abondantes, elles atteignent leur plus grand développement et c'est ici surtout qu'on trouve les formes tripolaires; elles sont, au contraire, moins abondantes entre les bandes ciliées. En général, si l'on prend leur distribution en partant de la basale vers la cuticule, on trouve d'abord des cellules bipolaires et des cellules arrondies, ensuite une bande médiane de cellules tripolaires et bipolaires avec de très forts prolongements, et ensuite des cellules bipolaires précédées de cellules arrondies. Le flanc externe des lobes latéraux est réduit à une mince couche épidermique et ne possède pas de cellules nerveuses. Dans la région postérieure de la caroncule (fig. 11, X), les cellules nerveuses sont extrêmement serrées les unes contre les autres et sont très nombreuses, mais leur corps cellulaire est extrêmement réduit. Cette région prend l'aspect de certains ganglions spécialisés composés de petites cellules. L'épaisseur de l'épiderme est plus faible qu'au milieu de l'organe. Du côté antérieur, la paroi de la caroncule est pourvue de cellules nerveuses assez grandes, mais peu considérables en nombre.

5. Cellules migratrices (fig. 15 et 19, *Cl.m*). — La paroi de l'épiderme contient beaucoup de granules de pigment distribuées irrégulièrement dans toute son épaisseur et toute son étendue. Ce sont des

amas de sphérules réfringentes, de couleur jaune foncé, qui sont distribuées avec peu de régularité, par petits amas arrondis. On ne tarde pas à constater, à un endroit plus ou moins central de cet amas, un noyau de forme très variable, avec la chromatine faiblement colorée et distribuée en petits paquets irréguliers, présentant l'aspect d'un noyau en voie de dégénérescence. Ces amas pigmentés doivent être considérés comme des cellules migratrices. Les granules sont plus nombreux autour du noyau qu'à la périphérie, comme c'est le cas chez les amibocites en général. La membrane cellulaire n'existe plus ou, du moins, il ne m'a pas été possible de la voir ; du reste, il n'y aurait rien d'étrange à ce qu'elle fût absente, puisque ses éléments, comme le montre leur noyau, sont des cellules mortes en train d'être résorbées.

Un autre type de cellules migratrices se présente sous la forme de corps arrondis limités par une membrane, avec un noyau en voie de dégénérescence, souvent formé de chromatine compacte peu colorée et avec un cytoplasma bourré de granulations fines ou grossières. Quoi qu'il en soit, le grand nombre de ces éléments dans la caroncule s'explique par la facilité que présentent, à la diapédèse, les tissus lâches de cet organe. Une fois à l'intérieur de la paroi caronculaire, ces cellules meurent, le cytoplasma et le noyau sont résorbés, et leur contenu, les granules, persiste seul entre les cellules épidermiques. On rencontre souvent, en effet, des amas de granules non pourvus de noyau.

Les relations que ces cellules contractent avec les autres sont purement accidentelles et dépendent de la place offerte à la cellule migratrice. Elles sont plus nombreuses dans les endroits où la diapédèse est plus facile ; c'est, je crois, l'unique raison de leur répartition.

6. Membrane basale (fig. 14-15 et fig. 20, *Bs*). — D'après tout ce qui vient d'être dit plus haut, cette couche est uniquement formée par l'enchevêtrement des fibres basales des différentes catégories de cellules qui composent l'épiderme. Ce n'est donc ni une sécrétion ni une formation indépendante des cellules, mais bien un complexe de

prolongement cellulaire. Ces fibres ou filaments ne sont pas toujours visibles, car, assez souvent, il se produit un tassement, un accolement des fibres entre elles, qui fait paraître la basale comme une lame compacte et plus ou moins homogène ; toutes les fois, cependant, que les circonstances sont favorables, on reconnaît que la basale n'est qu'un feutrage de filaments.

Outre les prolongements cellulaires que nous avons mentionnés, d'autres prolongements prennent part à la confection de cette pseudo-membrane : ce sont les filaments terminaux des fibres musculaires, comme on le verra dans le paragraphe suivant. On voit donc que la basale n'est pas seulement un feutrage de filaments cellulaires de l'épiderme, mais encore un complexe hétérogène qui ne mérite certes pas le nom de membrane ; si je lui ai conservé ce nom, c'est uniquement pour la commodité de la description.

Muscles (fig. 16 et 21). — Les fibres musculaires, qui se trouvent à l'intérieur de la cavité de la caroncule, ont subi une déformation considérable par étirement ; mais les fibres normales de l'intérieur de la cavité céphalique sont fusiformes, terminées par deux extrémités extrêmement allongées et filamenteuses. Le corps de la fibre est formé par une masse fibrillaire, fortement colorée par la safranine, et constitue la partie contractile de la cellule. Sur un des flancs se trouve un noyau ovalaire très allongé, clair, pourvu de chromosomes irréguliers et montrant très nettement le réseau achromatique. Le noyau est entouré par une faible quantité de cytoplasma non contractile.

Les fibres musculaires de la caroncule (*Mn*), je veux parler des fibres longitudinales qui s'insèrent au sommet du lobe moyen, ont subi un étirement très considérable. Elles sont filiformes ou présentent de place en place des renflements. Leur noyau est constitué comme celui des fibres normales, seulement la masse protoplasmique qui enveloppe ce dernier est devenue tellement mince qu'elle est difficilement discernable. L'une des extrémités de la fibre est extrême-

ment effilée, et le filament va se terminer dans la basale (fig. 21) de la paroi caronculaire en s'intriquant avec les filaments terminaux des cellules épidermiques (*Cl.s*). On voit très nettement le filament arriver perpendiculairement sur la basale et, à cet endroit, se couder en angle droit et s'étendre très loin dans cette membrane. L'autre extrémité est aussi effilée, et le filament se termine, comme celui de l'extrémité opposée, dans la basale d'un pli de l'œsophage. A l'intérieur de la cavité céphalique (fig. 12, *Mo*), ces fibres sont accolées l'une à l'autre et forment des petits faisceaux ; mais à l'intérieur de la cavité de la caroncule (fig. 12, *Mn*), les faisceaux se disjoignent, deviennent plus petits, et même souvent on voit des fibres isolées sur toute la longueur. Les muscles transversaux, ceux qui ferment l'orifice d'évagination de la caroncule, sont constitués comme des fibres musculaires normales; n'ayant pas subi d'étirement, ils n'ont pas eu à se modifier.

J'ai dit que les fibres verticales et les fibres transversales se croisaient à l'entrée de l'orifice de la caroncule ; l'endroit où ce phénomène se produit (fig. 16) présente à l'étude un intérêt tout particulier. Les fibres verticales (*Fm. Mo* et *Fm. Mn*) enveloppent les faisceaux de fibres transversales (*Fm. Mc*), en formant des espèces de gaines ou d'anneaux, à travers lesquels passent les fibres transversales. Il se produit nécessairement à cet endroit un frottement qui est probablement la cause des modifications qu'on observe dans cette région. En effet, toute cette partie des fibres longitudinales (*Ta*) se présente comme un tissu formé par une substance homogène, qui ne montre plus aussi nettement la structure fibrillaire, comme dans les autres régions des muscles. En outre, la safranine ne colore pas du tout cette partie, qui prend une couleur jaune contrastant très vivement avec la coloration rouge, très foncée, des muscles. Il s'est formé un tissu comparable au tissu tendineux, cas unique, je crois, dans les muscles des invertébrés, muscles lisses s'il en fut. Il est bien probable que cette transformation est due au frottement et à la traction mécanique, comme cela a été constaté pour les tendons des

Vertébrés, qui naissent aussi par la transformation consécutive de traction des fibres musculaires.

Il est peu probable que les muscles décrits servent à faire mouvoir la caroncule, du moins les muscles verticaux, et je crois volontiers que l'insertion caronculaire de ces muscles sert plutôt de point fixe, et que ce sont les plis œsophagiens qui sont mis en mouvement par l'appareil contractile. Ces muscles sont homologues aux muscles obliques de la partie postérieure du lobe céphalique des autres Polychètes et ne servent pas au mouvement du lobe céphalique, mais au mouvement de l'œsophage ou à ceux du vestibule buccal. Je n'ai, du reste, jamais observé des mouvements de la caroncule chez l'animal vivant.

Péritoine. — Cette couche extrêmement mince est formée, comme toujours, par de larges cellules aplaties, pourvues de noyaux très allongés, à petits chromosomes. Cette membrane tapisse la basale, recouvre les faisceaux musculaires et tous les organes qui se trouvent à l'intérieur, aussi bien de la cavité céphalique que de la cavité de la caroncule.

§ 3. — Cerveau postérieur.

Disposition générale des éléments (fig. 11 et 17). — On sait, d'après ce qui a été dit dans la partie anatomique, que cet organe se trouve situé au-dessous de l'extrémité antérieure de la caroncule et au-dessus et en arrière du cerveau moyen. Deux masses arrondies, parfaitement symétriques, le composent, et chacune donne en avant un gros nerf qui se dirige d'abord verticalement dans la caroncule et se divise, à l'extrémité antérieure de cette dernière, en deux branches.

La branche inférieure se recourbe en angle droit immédiatement après sa naissance et parcourt dans toute sa longueur la base du flanc interne du lobe latéral de la caroncule ; la branche supérieure continue pendant un certain temps son trajet vertical, mais, arrivée à la

base du lobe médian de la caroncule, elle se recourbe aussi en angle droit et le parcourt dans toute la longueur.

Chaque masse nerveuse est formée par une région centrale de substance ponctuée, allongée dans la direction de l'axe de cet organe. Le nerf de la caroncule s'y rend et, plus en dedans, la substance ponctuée du cerveau postérieur se continue avec la substance ponctuée du cerveau moyen par l'intermédiaire d'une courte et étroite bande commissurale.

La substance ponctuée est entourée, ainsi que le nerf, par une couche corticale de cellules ganglionnaires, qui lui font un revêtement épais et ininterrompu, s'amincissant seulement à l'endroit où le nerf pénètre dans la caroncule. Autour de la bande commissurale qui unit le cerveau moyen au cerveau postérieur, les cellules de ce dernier passent insensiblement aux cellules du premier. Du côté tout à fait postérieur, un amas de pigment jaune (*pg*) forme une sorte de calotte hémisphérique à cette région du cerveau postérieur. Le tout est recouvert par une membrane lacuneuse qui, à son tour, est doublée par le péritoine.

Il faut étudier maintenant en détail chacune des parties qu'on vient d'énumérer.

a) *Ganglion.*

Les deux ganglions qui forment le cerveau postérieur étant parfaitement symétriques, la description ne portera que sur l'un d'eux.

1° Cellules nerveuses ganglionnaires (fig. 17, *Cl. n. g*). — La forme de ces éléments est arrondie et, sans présenter une régularité géométrique, elle n'en est pas moins à peu près constante chez toutes les cellules de la couche corticale du ganglion. Le noyau, situé au milieu de la cellule, est sphérique ; son contenu est très clair et la chromatine, très fortement colorée par tous les colorants, se présente sous forme de granules sphériques, régulièrement distribués à l'intérieur du noyau. Le cytoplasma laisse voir très nettement, lorsqu'on a affaire à des préparations fixées à la liqueur de Flemming,

une différenciation très visible. Autour du noyau, le plasma forme une masse très finement granulée et uniforme, se colorant fortement par l'acide osmique. Cette masse forme à la périphérie des prolongements nombreux, comme des pseudopodes, qui arrivent jusqu'à la limite externe de la cellule. Sur le pourtour de la cellule, et dans l'espace libre laissé par les prolongements de la partie centrale, se trouve un plasma incolore, sans structure apparente.

La cellule ainsi formée est dépourvue de membrane visible. Elle donne, du côté où se trouve le nerf, un prolongement volumineux (*kc*) ou fibre nerveuse. Ce prolongement se rend dans le nerf; cela se voit très facilement chez les cellules situées tout contre ce dernier. Du côté opposé de la cellule, il m'a semblé voir plusieurs fois un ou deux très minces filaments se rendant vers la périphérie du ganglion, mais ces filaments sont très difficilement discernables, donc extrêmement délicats.

Les cellules ganglionnaires se trouvent toujours à une certaine distance les unes des autres, et je n'ai jamais pu voir quoi que ce soit qui puisse faire croire à une union directe de ces éléments entre eux. Autant que j'ai pu en juger, d'après la direction des gros prolongements de ces cellules à l'intérieur du nerf, les cellules ganglionnaires doivent entrer en connexion avec la partie épidermique de la caroncule et probablement avec la région des bandes ciliées. Le gros prolongement établirait donc la connexion cuticulaire de ces éléments; les autres filaments, très fins, représenteraient l'extrémité basale.

2° Névroglie (fig. 17, *U*). — Les cellules ganglionnnaires, sur les coupes, paraissent situées dans les mailles d'un réseau très large; ce réseau est plus visible sur les coupes un peu épaisses (1/150 de millimètre) que sur les coupes très minces (1/300 de millimètre), où les mailles deviennent très irrégulières, incomplètes et même en certains endroits semblent manquer complètement. Dans ce cas, les cellules nerveuses paraissent placées au milieu d'un feutrage irrégulier. Quoi qu'il en soit, les filaments qui composent le feu-

trage ou le réseau sont formés par une substance hyaline paraissant quelquefois homogène, quelquefois striée en long, mais toujours faiblement ou point colorée du tout. Les mailles du réseau sont beaucoup plus serrées du côté postérieur du cerveau que du côté antérieur, où elles ont une tendance à s'allonger et à prendre l'aspect d'un grillage ou d'un complexe de fibres allongées suivant la même direction. On voit nettement ces fibres se continuer dans la substance ponctuée et entrer avec le nerf à l'intérieur de la paroi de la caroncule.

Ces fibres et mailles constituent la névroglie. Il est facile de rapprocher cette structure du ganglion de celle que nous avons appris à connaître dans la paroi caronculaire. Il est donc très légitime, je crois, d'assimiler les filaments de la névroglie aux filaments des longues cellules de soutien, qu'on a vus entourer les cellules nerveuses de l'organe nucal.

3° Pigment (fig. 17, *pg*). — Dans la région postérieure du ganglion nucal, tout à fait à la périphérie, les mailles du réseau de la névroglie ne contiennent pas de cellules nerveuses, mais contiennent du pigment. Ce dernier est formé de granules sphériques, réfringentes, de couleur jaune, ayant le même aspect que le pigment, déjà décrit, de l'intérieur de la paroi caronculaire. Il m'a été même possible de voir, en quelques endroits et au milieu du pigment, des noyaux qui ne ressemblaient en rien aux noyaux des cellules ganglionnaires, mais qui étaient identiques, comme aspect, aux noyaux en voie de dégénérescence, trouvés dans la paroi de la caroncule, à l'intérieur des cellules migratrices. Il est donc certain que ce pigment doit son origine à la diapédèse des globules blancs à l'intérieur du ganglion. Ce pigment se trouve aussi dans la région postérieure du cerveau moyen et il y est disposé de la même manière.

4° Membrane propre. — Tout à fait à la périphérie, là où il n'y a plus de cellules ganglionnaires, on trouve cependant encore quelques rangées de mailles névrogliques vides. Ces mailles s'aplatissent de plus en plus et leurs parois arrivent à s'accoler ; il se forme

ainsi une sorte de membrane qui n'est pas une formation indépendante, mais une simple dépendance de la névroglie. Cette paroi se continue sur la partie amincie antérieure du ganglion ; elle se continue sur le nerf, et à l'entrée de ce dernier dans la paroi caronculaire, elle se confond avec la basale des premières assises de cellules épidermiques. Cette couche représente donc la membrane basale épidermique et n'en est que la continuation.

Péritoine (fig. 17, *Cl. pr.*). — Cette membrane recouvre aussi bien le ganglion que le nerf ; elle passe ininterrompue de ce dernier sur la paroi interne de l'épiderme de la caroncule. Le nerf avec le ganglion est donc une région extrapéritonéale, et le nerf ne perce pas le péritoine, comme on l'a dit souvent. Au point de vue histologique, il n'y a rien à ajouter à ce que j'ai dit à propos du péritoine caronculaire.

b) *Nerf.*

Le nerf est en continuation directe avec la substance ponctuée du ganglion. Le nerf et la substance ponctuée ganglionnaire ne sont qu'une seule et même formation, puisqu'ils sont formés uniquement des prolongements de cellules nerveuses d'une part, et de filaments névrogliques de l'autre.

La paroi caronculaire (fig. 15) est un très bon objet d'étude pour élucider cette question. On voit, en effet, que, dès que quelques filaments de cellules nerveuses se réunissent pour former un mince faisceau (*N.kb* et *N.kc*), elles prennent immédiatement un aspect identique à celui des nerfs, en ce sens que la substance *ponctuée* apparaît. Cela provient de ce que beaucoup de fibres sont coupées transversalement.

Le nerf caronculaire a une origine complexe. Il naît d'abord, dans le ganglion, par les prolongements des cellules ganglionnaires de cette région, cela ne fait pas l'ombre d'un doute. Toutes les cellules disposées sur son parcours lui envoient aussi leurs filaments.

Il est tout aussi net et tout aussi incontestable que, dans la paroi caronculaire, les cellules nerveuses épidermiques lui envoient des fibres. Le nerf est donc formé par les extrémités cuticulaires des cellules ganglionnaires du cerveau postérieur et par les extrémités basales des cellules nerveuses épidermiques de la paroi caronculaire.

Quoi qu'il en soit, le nerf nucal est formé d'une manière identique dans le lobe moyen et dans les lobes latéraux de la caroncule.

§ 4. — Comparaison du ganglion avec la paroi caronculaire.

Maintenant qu'on connaît, au point de vue histologique, ces deux composants de la région nucale, on peut jeter un coup d'œil d'ensemble et comparer entre eux leurs éléments constitutifs.

Les cellules nerveuses, épidermiques et ganglionnaires, se laissent facilement homologuer entre elles. La différence de forme est demandée par la direction des prolongements d'une part et par le groupement des cellules d'autre part. Il est nécessaire que des cellules placées l'une à côté de l'autre et donnant un prolongement se dirigeant d'un seul et même côté, il est nécessaire, dis-je, que ces cellules deviennent plus ou moins allongées. C'est le cas des cellules du ganglion, mais aussi le cas de quelques cellules bipolaires de la paroi épidermique. C'est à cette dernière catégorie que je voudrais comparer les cellules ganglionnaires en homologuant le filament qui se rend dans le nerf au filament qui forme la connexion cuticulaire, et les filaments très minces se dirigeant vers la périphérie au filament qui forme la connexion basale des cellules bipolaires et qui, dans certains cas, est aussi très court.

Il est naturel de penser aussi que des cellules à trois prolongements prennent forcément une forme triangulaire et deviennent plus ou moins lamellaires, comme cela se présente pour certaines cellules de la paroi épidermique.

Comme structure, le rapprochement s'impose encore plus ; les noyaux sont identiques. Le plasma des cellules nerveuses du gan-

glion présente une différenciation en partie centrale colorée et en partie périphérique hyaline, qui est bien plus nette, il est vrai, que celles qu'on observe dans les cellules caronculaires. Mais cette différence n'est pas une différence fondamentale, c'est une différence de plus ou de moins. Les deux sortes de cellules n'ont pas de membrane.

Ces différences sont légères, et il est légitime d'homologuer ces deux catégories d'éléments, d'autant plus que, dans les endroits où les ganglions des différents cerveaux sont en communication avec l'épiderme, ces éléments passent insensiblement les uns aux autres. Un fait est aussi très important : c'est que tous ces éléments ont gardé leur connexion aussi bien avec la basale qu'avec la cuticule.

Les cellules nerveuses de la caroncule sont situées entre les mailles formées par les cellules de soutien; les cellules nerveuses du ganglion sont situées entre les mailles de la névroglie. Prolongement des cellules de soutien et névroglie, ne serait-ce pas des tissus homologues? Il nous semble difficile de ne pas l'admettre. Ne peut-on pas dire la même chose de la substance ponctuée, qui occupe le centre du ganglion, et des nombreux faisceaux de fibres nerveuses qui parcourent l'épiderme caronculaire? Au fond, la seule différence apparaît dans l'absence complète de tout ce qui, de près ou de loin, ressemble, à l'intérieur du ganglion, à une connexion cuticulaire. De même il y a absence de cellules ciliées, de cellules glandulaires, et de la région des cellules de soutien qui contient le noyau. Cette différence disparaît complètement si l'on compare le ganglion à la portion inférieure de l'épiderme caronculaire, dans la région où les glandes et les cellules sensitives manquent. Dans ce cas, et si l'on admet les homologies discutées plus haut, il y a identité complète.

Comment se définirait alors le ganglion nucal du cerveau postérieur et naturellement un ganglion cérébroïde quelconque? Je crois que la définition serait à peu près celle-ci : *Un ganglion cérébroïde*

n'est qu'une hernie intracœlomique de la partie inférieure d'une région épidermique transformée en organe des sens.

II. — **Chrysopetalum debile** (Grube).

(Pl. X, fig. 33 et 34.)

ORGANE NUCAL.

Disposition générale des éléments (fig. 33). — Dans le chapitre II ont été décrites avec détail la forme générale de l'organe nucal et sa situation. Je rappelle seulement que cet organe a une forme sphérique et qu'il est parcouru, suivant le plan équatorial, par un sillon fortement cilié et assez large.

L'organe, au point de vue morphologique, peut être considéré comme une simple évagination de la paroi dermo-musculaire. Aussi y trouve-t-on tous les éléments qui entrent dans la constitution de cette paroi, avec pourtant des modifications en rapport avec le rôle spécial qu'ils ont à jouer. Toutes les cellules glandulaires se sont groupées du côté antérieur, où elles forment une masse qui fait hernie à l'intérieur de la cavité de l'organe. Les cellules ciliées sont situées au-dessous et tout le long du sillon équatorial mentionné plus haut. Comme elles ont pris un grand développement, elles remplissent presque entièrement, avec leur base, la cavité de l'organe. Les cellules nerveuses épidermiques ne sont représentées dans l'organe que par leur extrémité cuticulaire formant de chaque côté un nerf ; le corps de la cellule se trouve dans la cavité du lobe céphalique parmi les cellules qui forment le cerveau postérieur.

Les cellules de soutien sont distribuées entre les autres catégories de cellules et elles forment des épithéliums plats ou cylindriques suivant que la paroi est plus ou moins épaisse.

Le péritoine tapisse la cavité de l'organe dans laquelle se trouvent aussi des fibres musculaires.

Je vais décrire maintenant, en détail, chaque élément.

Cuticule (*Cu*). — Cette couche, au point de vue de sa structure, ne présente rien de particulier. La seule chose qu'on peut mentionner, c'est que, très épaisse sur la paroi du corps, elle s'amincit beaucoup à la surface de l'organe nucal. Elle possède aussi des orifices au-dessus des cellules glandulaires, pour permettre la sortie du mucus, et elle est pourvue, à l'intérieur du sillon équatorial, de pores très fins destinés au passage des cils.

Épiderme. — Cette couche cellulaire est formée par des cellules de soutien, glandulaires et ciliées, et contient, en outre, les fibres des deux branches du nerf nucal.

1° Cellules de soutien (*Cl. s*). — Ces éléments sont la continuation des cellules épidermiques de la paroi du corps. Leur forme est très variable et dépend de l'épaisseur qu'a dû prendre la paroi pour permettre la multiplication des autres catégories de cellules. Ainsi, elles sont très aplaties dans le pédoncule de l'organe et dans la paroi postérieure. Elles sont, par contre, filiformes, du moins dans leur partie postérieure, entre les cellules glandulaires. Leur forme est, comme toujours, fonction de la place que leur laissent les autres éléments. Les noyaux, dépourvus de nucléoles et contenant des chromosomes irréguliers, subissent des variations parallèles à celles des cellules. Ils sont, en effet, ronds dans les cellules plates, et ovales dans les cellules allongées. Les connexions basales et cuticulaires possèdent les rapports ordinaires.

2° Cellules glandulaires (*Cl. gl*). — La forme de ces éléments est, comme d'habitude, celle d'une bouteille à très long goulot, débouchant par un petit orifice à l'extérieur. Leur contenu présente des particularités plus curieuses, car l'aspect varie suivant la méthode histologique employée. Sur des coupes fixées au sublimé acétique et colorées au carmin aluné et à l'éosine (fig. 33), le contenu se présente comme une agglomération de petites masses irrégulières, noyées dans une substance homogène. Chaque petite masse est formée par une grande quantité de sphérules très petites, parais-

sant contenir un liquide. Les masses paraissent limitées par une membrane excessivement mince.

Sur des préparations fixées à la liqueur de Flemming et colorées à la safranine (fig. 34, *B*), l'aspect du contenu des cellules glandulaires change complètement. On voit, en effet, à l'intérieur de la membrane cellulaire, une masse homogène, transparente, non colorée, entourant une grande quantité de petits corps ovalaires (*h'*), fortement colorés en rouge très foncé par la safranine. Ces corps paraissent homogènes, mais ne sont pas moins constitués par les petites sphérules que nous avons vu se colorer en jaune par l'autre méthode.

Cette structure n'est, du reste, pas exceptionnelle chez les Polychètes, ni dans le règne animal. Les cellules, dont il est question ici, correspondent au « Kugelzellen » des auteurs allemands. La partie très fortement colorée par la safranine est formée par du mucus en voie de formation ; la partie homogène, par contre, est le mucus déjà préparé, qui provient de la transformation et de la fusion des petites vésicules mentionnées. J'ai décrit ailleurs, chez les Céphalopodes, un mode de sécrétion analogue [1].

Le noyau de ces cellules a une forme irrégulière et ses chromosomes sont fusionnés et indistincts, ce qui démontre qu'ils sont en voie de dégénérescence, comme dans toutes les cellules sécrétrices arrivées au complet développement.

Les connexions basales et cuticulaires ont les rapports habituels.

3° Cellules ciliées (*Cl. v*). — Ces éléments forment une couche ininterrompue au-dessous du sillon vibratile. Leur forme est celle d'un cylindre très allongé et irrégulier, puisque la région qui avoisine la cuticule est beaucoup plus mince que l'extrémité opposée. Cette dernière région est même légèrement renflée pour permettre aux noyaux d'y trouver place. Sur des préparations à la liqueur de Flemming (fig. 34, *A*), leur forme est la suivante : immédiatement

[1] Racovitza (E.-G.), Notes de biologie.— III. Mœurs et fécondation de la *Rossia macrosoma*. [*Arch. zool. exp. et gén.*, 3e sér., t. II, 1894, p. 491-539, pl. *XIX-XXI*].

au-dessous de la cuticule, la cellule paraît évasée, élargie; puis, vient une partie amincie et ensuite, généralement, deux renflements séparés par un léger sillon. C'est dans le renflement le plus éloigné de la cuticule que se trouve situé le noyau.

Le cytoplasma se colore légèrement par l'acide osmique et fortement par l'éosine. Mais, quelle que soit la méthode employée, il se présente toujours comme une masse sombre et excessivement granuleuse. Cet aspect est conservé dans toute l'étendue de la cellule. Une mince bande antérieure subcuticulaire présente un aspect différent ; on y remarque, en effet, une striation verticale qui est due aux bases des cils qui forment le sillon vibratile. Le même fait a été signalé à propos de l'organe nucal des *Euphrosyne.*

Le cytoplasme contient aussi des inclusions qui prennent un aspect différent suivant la méthode histologique employée. Sur des préparations fixées au sublimé, et colorées au carmin aluné et à l'éosine (fig. 33), on peut voir, dans les environs du noyau, des masses irrégulières ayant absorbé avec force les deux substances colorantes. L'aspect des préparations faites à la liqueur de Flemming et colorées à la safranine (fig. 34) est complètement différent. On observe, en effet, au-dessus du noyau, une vacuole ovale, bordée de granulations protoplasmiques beaucoup plus denses que celles du reste de la cellule. A l'intérieur se trouve un liquide hyalin entourant un corps ovalaire (*h*) de même forme que la vacuole et très vivement coloré par la safranine. La substance qui le forme paraît tout à fait homogène ; j'ai vu, sur plusieurs séries de coupe provenant de divers échantillons, que ces corps existaient dans presque toutes les cellules, toujours au-dessus du noyau et toujours un seul par cellule.

La première idée qui vient est que ces corps sont des parasites. Leur structure cependant fait voir qu'il n'en est rien, et de plus, si on les compare aux vésicules qu'on a appris à connaître par l'étude des cellules glandulaires (fig. 34, *A. h'*), on peut facilement se rendre compte de leur nature. Il faut, je crois, les considérer comme des

balles de mucus, qui présenteraient la propriété curieuse d'être disposées avec une très grande régularité.

Le noyau, comme dans les cellules homologues de l'autre type étudié, est parfaitement sphérique et possède une grande quantité de chromosomes d'égale grandeur, très petits et régulièrement distribués. Comme on l'a déjà dit, le noyau se trouve relégué dans la région tout à fait postérieure de la cellule.

Point n'est besoin d'insister sur les connexions basales et cuticulaires qui ont gardé leur rapport habituel. L'union des cellules ciliées entre elles s'établit suivant leurs faces latérales, sans l'intermédiaire d'autres types de cellules. Sur la limite de la zone ciliée, elles sont en contact avec les cellules de soutien ordinaires.

4° Cellules nerveuses épidermiques. — L'examen approfondi de la paroi épidermique de l'organe nucal montre l'absence complète des cellules nerveuses que nous avons appris à connaître, dans la paroi caronculaire des *Euphrosyne*. Cependant, on voit très nettement deux nerfs (fig. 32, *Nn*) établir une relation entre le cerveau postérieur et la bande ciliée de l'organe nucal. Il est facile de voir que le nerf se rend dans la masse ponctuée du cerveau postérieur. On peut de même voir des prolongements des cellules de ce cerveau se rendre dans le nerf, comme on peut suivre aussi très nettement les deux branches du nerf à travers le pédoncule et jusque, de chaque côté de la ligne médiane, dans la paroi de l'organe nucal, et plus particulièrement dans la région du sillon cilié. A cet endroit, le nerf se divise en fibrilles qui pénètrent entre les cellules ciliées.

D'après ce qu'on a vu chez *Euphrosyne*, le prolongement des cellules nerveuses ganglionnaires, situées dans le cerveau postérieur et sur le trajet du nerf nucal, se dirige vers la surface externe et établit par conséquent la connexion cuticulaire de ces cellules. Il est donc légitime de considérer le nerf de l'organe nucal chez *Chrysopetalum* comme formé uniquement par les connexions cuticulaires des cellules nerveuses. La seule différence entre le type précédemment étudié et celui-ci consiste dans la position du corps cellulaire. En effet,

tandis que chez *Euphrosyne* les cellules nerveuses épidermiques restent à l'intérieur de la paroi épidermique, chez *Chrysopetalum*, elles ont complètement abandonné cette paroi pour se placer dans le cerveau postérieur. Les cellules ont cependant conservé les mêmes rapports entre elles et les connexions cuticulaires et basales sont restées les mêmes.

5° Membrane basale. — Le petit nombre de cellules qui entrent dans la composition de la paroi caronculaire fait que la basale est extrêmement peu marquée. Comme, en effet, cette membrane est formée par l'enchevêtrement des extrémités basales et qu'il n'y a que peu de cellules, par rapport à la surface de la basale, elle doit être forcément très réduite.

Muscles (*Mn*). — Quelques fibrilles musculaires pénètrent à l'intérieur de la cavité générale de l'organe et s'insèrent comme d'ordinaire sur la basale. Le pédoncule en contient plus que le reste de la cavité. Leur faible développement fait supposer que l'organe ne doit pas être très mobile. Tout au plus peut-on lui accorder un mouvement d'oscillation autour du pédoncule.

Péritoine. — Cette couche cellulaire tapisse comme toujours la membrane basale et enveloppe des muscles. Il n'y a rien de particulier à en dire.

Résumé. — L'organe nucal du *Chrysopetalum* est une évagination de la paroi dermo-musculaire du corps. Il contient donc tous les éléments de cette paroi. Il faut le concevoir comme une sphère creuse dont la cavité a été comblée, presque en totalité, par une hernie antérieure occasionnée par le grand développement des cellules glandulaires et par une hernie circulaire disposée suivant un plan équatorial, et produite par les cellules ciliées.

On trouve, dans la paroi, des cellules glandulaires en avant, formant un petit organe muqueux, et une bande de cellules ciliées, à cytoplasma granuleux, et à noyau situé dans la région postérieure.

Le reste de la paroi est formé de cellules de soutien. Ces trois sortes de cellules présentent leurs connexions habituelles. Les cellules nerveuses épidermiques n'existant pas dans cette paroi, leur extrémité cuticulaire persiste seule sous forme de nerf nucal, tandis que le corps cellulaire s'est retiré dans le cerveau postérieur. La basale est très mince, parce que peu de connexions basales prennent part à sa formation. Un très petit nombre de muscles peuvent donner une mobilité relative à l'organe.

III. — **Clymene lombricoides** M. Edw.

(Pl. V, fig. 45 et 46.)

§ 1. — Organe nucal.

L'organe nucal, chez les Maldaniens, se présente, comme on l'a vu dans la partie anatomique, sous forme de deux poches étroites plus ou moins parallèles. La structure histologique est partout la même, aussi la description faite sur *Clymene lombricoides* peut-elle s'appliquer intégralement aux deux autres types décrits dans la partie anatomique.

Disposition générale des éléments. — Comme une simple coupe transversale le montre (fig. 45), les deux poches nucales sont de simples plis épidermiques, légèrement modifiés pour le but physiologique qu'ils ont à remplir. Le fond du pli est occupé par des cellules ciliées et des cellules nerveuses épidermiques, comme aussi par une, deux ou plusieurs branches du nerf nucal. Les flancs du pli sont formés par des cellules de soutien, auxquelles viennent s'ajouter des cellules glandulaires, mais seulement sur le bord de la fente nucale. Des cellules nerveuses épidermiques sont disposées à la base des cellules de soutien. Tous ces plis épidermiques sont nettement limités du côté de la cavité générale par une basale épaisse et très nette, sur laquelle viennent s'insérer des fibres musculaires qui, à leur tour,

sont recouvertes par le péritoine. Maintenant que la disposition générale des éléments est fixée, il faut étudier chacun en détail.

Cuticule. — Rien de particulier à dire à son sujet. Elle est en général très épaisse et formée par plusieurs couches très nettes; à l'endroit où se trouvent les cellules ciliées, elle est moins épaisse et percée de fins canaux par où sortent les cils.

Épiderme. — Cette membrane contient des cellules de soutien, ciliées, nerveuses, glandulaires et migratrices.

1° Cellules de soutien (*Cl.s*). — Ces éléments ont subi un allongement considérable dans la région où se trouve la partie sensitive de l'organe (fig. 46); elles sont moins longues dans les autres régions. Très minces, elles ont une apparence fibreuse, surtout du côté postérieur où elles se terminent par de nombreux filaments qui s'intriquent dans la basale. Leur connexion cuticulaire se fait suivant un espace assez considérable; aussi présentent-elles la forme de triangles isocèles très allongés. Leurs noyaux ont subi un allongement correspondant; ce sont des corps fusiformes, très minces et se colorant fortement par tous les colorants nucléaires. Les chromosomes sont peu distincts, à cause de la grande ténuité du noyau ; surtout la région inférieure de la cellule est très fortement colorée par la safranine. L'union des cellules entre elles se fait, du côté cuticulaire, suivant les bords latéraux, mais du côté basal, ces éléments laissent entre eux des espaces occupés par d'autres espèces de cellules; les connexions basales sont enchevêtrées dans la membrane basale.

2° Cellules glandulaires (*Cl. gl*). — Ces éléments n'existent pas à l'intérieur des poches nucales, mais on les trouve très abondants sur la crête nucale (fig. 45, *cr. OrgN*) et elles existent aussi à partir du bord des fentes nucales. Ce sont des éléments volumineux, ayant pourtant subi aussi l'allongement nécessité par l'épaississement de l'épiderme. Plus renflés à la base qu'au sommet, ils sont étroitement enchâssés entre les cellules de soutien. Ils ne diffèrent du reste en rien

des éléments glandulaires décrits déjà chez les autres types et communs à tous les Polychètes.

3° Cellules ciliées (*Cl. v.*). — Ces éléments sont situés seulement au fond de la poche nucale et forment une bande continue sur toute la longueur de cette poche; leur forme (fig. 46) est sensiblement la même que celle des cellules de soutien, seulement le corps cellulaire est plus épais et leur plasma est granuleux. Leur connexion cuticulaire se fait suivant un espace assez considérable et sur toute cette surface naissent des cils qui traversent la cuticule. Le corps de la cellule a le même calibre jusque vers la fin du premier tiers de sa longueur, puis il s'amincit et prend l'aspect des cellules de soutien pour se terminer par des filaments établissant la connexion basale; cette disposition est identique à celle des cellules de soutien, aussi il ne peut y avoir de doute que les premières ne soient des différenciations des secondes. Le noyau, situé à la base de la région renflée de la cellule, est plus arrondi que celui des cellules de soutien. Il contient plus de suc nucléaire et ses chromosomes sont plus distincts, quoique plus fins. L'union de ces cellules entre elles se fait sur leurs bords latéraux, dans la région cuticulaire et au moyen de leur connexion basale à l'intérieur de la membrane basale. En dessous des noyaux, elles ne se touchent plus et laissent entre elles des espaces occupés par des cellules nerveuses épidermiques. Les cellules ciliées sont aussi en communication latérale et basale avec les cellules de soutien, sur les bords de la bande ciliée.

4° Cellules nerveuses épidermiques (*Cl. n. ep*). — Il faut distinguer deux formes bien différentes au premier aspect (fig. 46) :

a) *Cellules nerveuses épidermiques de la région des cellules de soutien* (*Cl. n. ep'.*). — Entre les portions basales des cellules de soutien, il y a des espaces qui ont été mentionnés plus haut; c'est dans ces espaces qu'on observe des cellules arrondies pourvues de noyaux ronds et d'un plasma excessivement réduit. Les chromosomes sont régulièrement disposés et très distincts. Je n'ai pas pu exactement déterminer où allaient les prolongements excessivement ténus que j'ai

vu quelquefois partir de ces cellules; il ne reste pourtant pas de doute que ces cellules ne soient les cellules nerveuses épidermiques si souvent décrites en différents points de ce mémoire.

b) *Cellules nerveuses épidermiques de la région des bandes ciliées* (*Cl.n.ep.*). — Entre les bases des cellules ciliées se trouvent des éléments à gros noyaux ovales, à corps protoplasmiques réduits et qui sont nettement bipolaires. De l'un des pôles part un prolongement qui se dirige vers la cuticule (*kc*) entre deux cellules ciliées; ce prolongement filiforme est l'extrémité cuticulaire de ces éléments. L'extrémité basale (*kb*) est filamenteuse aussi. Elle part de l'autre pôle et se dirige vers les faisceaux du nerf nucal (*Nn*) situé au-dessus de la basale. Il est difficile de suivre plus loin les extrémités basales de ces cellules; cependant il ne peut y avoir doute qu'elles ne rentrent à l'intérieur des faisceaux nerveux, comme cela a été observé au moins pour quelques-uns des filaments. Le noyau est ovoïde; il a un suc nucléaire abondant et des chromosomes réguliers et arrondis.

Il n'y a pas de doute à avoir sur les relations des cellules *a* et *b*. Les dernières sont des différenciations des premières, et les unes comme les autres sont homologues aux cellules nerveuses épidermiques décrites chez les autres types étudiés.

5° Cellules migratrices (*Cl. m.*). — On rencontre aussi dans la paroi épidermique (fig. 46), dans l'espace situé entre la base des cellules de soutien, un pigment brunâtre aggloméré en petits tas. Dans quelques-uns de ces amas se trouvent souvent des noyaux en voie de dégénérescence; il faut les rapporter aux cellules migratrices qui, comme on l'a déjà vu, pénètrent dans l'épiderme et viennent mourir en cet endroit. Le protoplasme se résorbe et les granules restent sur place.

6° Membrane basale (*Bs*). — Les filaments terminaux des cellules de soutien et des cellules vibratiles forment un feutrage qui constitue la basale. En certains endroits, on peut reconnaître encore la nature fibrillaire de cette membrane; en général pourtant, à cause proba-

blement de la traction exercée par les muscles, la disposition primitive a disparu et la membrane se présente comme homogène.

Muscles (*M*). — Sur toute la surface interne des plis de l'organe nucal (fig. 45 et 46) s'insèrent des muscles; ces éléments se terminent par un filament en relation avec la basale et se comportent de la même façon que ceux décrits avec détails chez *Euphrosyne*.

Péritoine. — Inutile d'insister sur cette membrane qui se comporte comme d'ordinaire.

§ 2. — Cerveau postérieur.

Comme on l'a vu dans la description anatomique, le cerveau postérieur est soudé aux autres régions cérébrales, et il n'y a pas moyen de le délimiter avec précision ; je considère pourtant comme tel la région postérieure de l'encéphale d'où partent les deux faisceaux de nerfs nucaux. J'étudierai aussi, en m'adressant à l'encéphale tout entier, deux points importants : l'union de l'encéphale avec l'épiderme et le parcours du nerf nucal ; mais auparavant il faut passer en revue les différents éléments qui entrent dans la composition de ces deux organes.

Les figures 48 et 49 qui serviront à la description représentent des coupes de l'encéphale de *Clymene Oerstedi* Grube et non de *Clymene lombricoides*. Du reste ces formes sont très voisines.

a) *Ganglion.*

1° Cellules nerveuses ganglionnaires (*Cl.n.g*). — La forme et la structure des cellules nerveuses rappellent exactement celles que j'ai décrites chez les Amphinomiens. Ici aussi (fig. 49) on trouve un plasma très finement granuleux, fortement coloré par l'acide osmique, entourant un noyau en général arrondi, qui possède un suc nucléaire abondant et des chromosomes sphériques régulièrement disposés. Ces cellules ont paru limitées non pas par une vraie membrane, puisqu'il a été impossible de déterminer un double con-

tour, mais par une surface plissée, irrégulière. Cette surface froissée pourrait peut-être en définitive être considérée comme une différenciation du plasma périphérique, mais tellement faible qu'avec les objectifs très puissants de Zeiss, elle ne puisse être résolue comme membrane. Ces cellules paraissent être en général allongées dans deux sens différents, être bipolaires ; d'autres sont multipolaires. Il n'a pas été observé de communication directe entre deux cellules ; les filaments paraissent d'un côté dirigés vers la substance ponctuée et de l'autre vers les régions où l'encéphale communique avec l'épiderme.

2° Névroglie (*U*). — Les cellules décrites plus haut sont situées dans des sortes d'alvéoles formés de fibrilles irrégulières (fig. 49). Ces alvéoles sont irréguliers aussi, de dimensions variables et de formes très diverses. L'aspect des fibrilles est le même que l'aspect des régions basales filamenteuses des cellules de soutien. Elles paraissent à première vue former un réseau, c'est-à-dire être anastomosées. Cependant une observation attentive montre qu'il ne faut pas être trop affirmatif sur ce point; sans vouloir prétendre que l'anastomose n'existe en aucun cas, il m'a semblé plutôt que les alvéoles étaient formés par l'intrication des fibres, ou par un feutrage d'éléments isolés, distendu de place en place par les cellules nerveuses contenues à son intérieur.

Ce tissu névroglique est en communication avec la région filamenteuse des cellules de soutien, à l'endroit où le cerveau est en communication directe avec l'épiderme; d'un autre côté, il est certain que ce tissu se continue par des filaments dans la substance ponctuée.

3° Substance ponctuée (*Sb.p*). — L'aspect de la masse ponctuée est celle d'un très fin réseau irrégulier. Elle est traversée par des fibres qui la parcourent en entier ou qui s'arrêtent à une certaine distance de sa périphérie. Sur toute son étendue on voit des points très fins, quel que soit le sens de la coupe. J'ai très nettement pu voir des filaments de cellules nerveuses et des filaments névrogliques pénétrer dans la

masse ponctuée. Y a-t-il anastomose entre les filaments de chaque catégorie ? Je n'oserai pas l'affirmer, quoique ayant longuement étudié les préparations à ce sujet. Il me paraît plutôt que cet aspect de la substance ponctuée pourrait être donné par un feutrage irrégulier de fines fibrilles à parcours onduleux. Les points sont certainement des fibres coupées en travers, et je ne crois pas que la substance ponctuée soit autre chose qu'un amas de fibrilles anastomosées ou non anastomosées. Je crois plutôt à la seconde alternative.

4° MEMBRANE PROPRE (*Bs*). — L'enveloppe externe est formée par un feutrage de fibrilles, en certains points transformées en membrane homogène. Cette membrane est en continuation directe, dans les endroits où le cerveau est en communication avec l'épiderme (fig. 48 et 49), avec la membrane basale de cette couche cellulaire. Les filaments névrogliques communiquent aussi directement avec cette membrane. Elle n'est en somme que la paroi externe des alvéoles névrogliques périphériques. Il ne peut y avoir doute qu'elle ne représente la basale de l'épiderme normal.

MUSCLES ET PÉRITOINE. — Quelques muscles (fig. 49 *M.*) s'insèrent sur la paroi du cerveau, c'est-à-dire sur la basale, comme c'est le cas pour l'épiderme ordinaire. Le péritoine tapisse aussi le tout.

b) *Nerfs.*

Le nerf se présente à sa jonction avec la substance ponctuée de la région postérieure du cerveau, comme une nappe de fibrilles. Cet endroit (fig. 40) est décelé par ce fait que les fibrilles qui constituent la substance ponctuée (*Sb.p*) ont une tendance de plus en plus accentuée, au fur et à mesure qu'on s'approche du nerf (*Nn*) proprement dit, de se ranger dans le sens du parcours du nerf, de sorte qu'au lieu d'un aspect plus ou moins alvéolaire, on a l'apparence de fibres parallèles à parcours sinueux. Le parcours du nerf s'effectue tout entier en dedans, et tout contre l'enveloppe externe du cerveau, puis il passe dans l'épiderme *toujours en dedans de la basale.* Sur tout son

parcours il reçoit les fibres nerveuses des cellules nerveuses épidermiques et les extrémités basales des cellules de soutien de son voisinage. Comme on l'a vu dans la partie anatomique, le nerf se divise en plusieurs faisceaux de fibrilles qui disparaissent, à l'exception d'un seul, vers l'extrémité postérieure de l'organe nucal. Le nerf est donc formé comme la substance ponctuée du cerveau par les fibres des cellules nerveuses et par les filaments basaux des cellules de soutien.

§ 3. — Communication directe de l'encéphale avec l'épiderme.

L'étude de cette question peut être faite très facilement chez les Maldaniens, car l'encéphale est très réduit et se trouve en communication avec l'épiderme sur toute la face antérieure. Les figures 48 et 49, dessinées à la chambre claire, montrent d'une manière très nette ces relations. Dans la première, qui passe en dehors des nerfs nucaux, l'encéphale se présente comme une grosse masse ovoïde nettement limitée de trois côtés, mais dépourvue de limite du côté antérieur, où elle est en continuité de substance avec l'épiderme. Cette paroi est constituée par des cellules de soutien (*Cl.s.*) et de rares cellules glandulaires (*Cl.gl.*), avec, à la base, de rares cellules nerveuses épidermiques (*Cl.n.ep.*). Les cellules de soutien forment une couche continue, ininterrompue, passant au-dessus de l'endroit où le cerveau communique avec l'épiderme. En dessous de ces cellules et entre elles, les cellules nerveuses épidermiques, rares d'abord, deviennent de plus en plus nombreuses lorsqu'on se rapproche de l'endroit où il y a contact avec l'encéphale. Ces cellules sont les mêmes que celles qui forment la couche corticale (*Cl.n.g.*) du cerveau ; il n'y a pas moyen de les distinguer. Les extrémités basales des cellules de soutien passent entre ces cellules; elles ont été suivies assez loin pour les voir se confondre avec la névroglie.

L'autre coupe (fig. 49) passe un peu en dehors de l'origine du nerf nucal. Elle intéresse une partie de la paroi nucale et une partie

de l'encéphale ; d'un côté, on voit le nerf nucal (*Nn.*) et, de l'autre, la substance ponctuée (*Sb. p.*), les deux étant séparés par une portion de la couche cellulaire corticale de l'encéphale. La couche corticale est en communication avec l'épiderme sur une partie de sa surface seulement. En effet, dans le haut de la figure, on voit un prolongement de la cavité générale céphalique (*D. Lc.*) délimitant d'un côté l'épiderme (*Ep.*) et, de l'autre côté, le cerveau.

Cette coupe permet de voir facilement comment s'établit la communication entre l'épiderme et la région nerveuse centrale. Dans la partie supérieure de la figure, l'épiderme a gardé sa structure ordinaire ; les cellules sont peu allongées et il n'y a pas de cellules épidermiques nerveuses. Vers le bas de la coupe, là où la communication s'établit, les cellules s'allongent de plus en plus. Les cellules nerveuses épidermiques (*Cl. n. ep.*) font leur apparition et se confondent avec les cellules nerveuses ganglionnaires (*Cl. n. g.*). L'extrémité basale des cellules de soutien (*Cl. s.*) se continue avec la névroglie (*U*), et l'on peut facilement se convaincre que la différence entre la région inférieure, qui représente une paroi épidermique traversée par un nerf, et la partie supérieure, qui représente une portion du système nerveux central, n'est qu'une différence quantitative et non pas qualitative.

La communication avec l'épiderme est donc un fait établi ; cette communication est directe, car, nulle part, dans les endroits en question, il n'a été possible de déceler la moindre membrane ou séparation.

§ 4. — Comparaison du ganglion avec la paroi de l'organe nucal.

Il suffit de rapprocher la figure 46 de la figure 48 pour constater une homologie parfaite des deux formations. Dans un cas, comme dans l'autre, on trouve du côté externe une limite formée par la cuticule (*Cu.*), du côté interne une limite formée par la basale (*Bs.*) ; dans les deux cas, tous les éléments de ces deux organes sont exclu-

sivement compris entre ces limites. Voyons si les éléments sont les mêmes. Dans la paroi caronculaire, on a des cellules de soutien (*Cl. s.*) et des cellules ciliées (*Cl. v.*) qui en dérivent ; ces deux sortes d'éléments arrivent, d'un côté à la cuticule, et de l'autre, forment, avec leurs filaments basaux, la basale. Dans le second cas, on a aussi des cellules de soutien (*Cl. s.*) terminées à la cuticule; mais ici, les filaments basaux se présentent sous la forme d'un feutrage qui ne se continue pas moins jusqu'au bord cavitaire où il forme aussi la basale. Dans le premier cas, on a des cellules nerveuses (*Cl. n. ep.*), situées entre les cellules de soutien, qui envoient un filament du côté de la cuticule (*kc.*) et un filament du côté du nerf (*kb.*) qui est situé au-dessus de la basale. Dans le second cas, on a aussi des cellules nerveuses (*Cl. n. g.*), situées entre les cellules de soutien ou leur prolongement, qui envoient un filament vers le nerf nucal qui se dirige vers la périphérie, et un autre filament dans la substance ponctuée. Est-il besoin d'insister sur la parfaite homologie du nerf et de cette dernière substance?

On voit donc que l'encéphale est comparable, au point de vue morphologique, à l'épiderme normal d'une part, et à l'épiderme sensitif d'autre part, et que, dans les deux cas, il n'y a qu'une différence quantitative entre les éléments de ces deux systèmes.

CHAPITRE V

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LA MORPHOLOGIE ET LA STRUCTURE HISTOLOGIQUE DES RÉGIONS SENSITIVO-NERVEUSES CÉPHALIQUES DES POLYCHÈTES

Les fonctions de relation sont exercées chez les animaux supérieurs par le système nerveux central et les organes des sens. Ces derniers sont chargés de recevoir les impressions du milieu extérieur et de les transmettre au premier par l'intermédiaire des nerfs. Cette

disposition atteint son plus haut degré de développement dans la tête, région située à l'extrémité antérieure du corps ; c'est dans cette région, en effet, que sont concentrés les organes des sens les plus perfectionnés, et c'est là aussi que se trouvent les masses nerveuses les plus considérables et les plus complexes. On est amené à considérer cet appareil, qui met en relation les animaux supérieurs avec le monde extérieur, comme un complexe indissoluble ; c'est-à-dire qu'on ne conçoit pas, chez ces animaux, un organe des sens sans centre nerveux, et un centre nerveux sans communication périphérique.

Une question se pose immédiatement : celle de savoir si, dans le cours de l'évolution phylogénétique, les deux catégories d'organes sont apparues simultanément ou à des stades différents.

L'anatomie des animaux inférieurs, des Hydres par exemple, montre que les organes sensitifs existent déjà sous forme de cellules sensitives quand les centres nerveux manquent complètement. Si l'on remonte dans la série animale, on voit que l'apparition de masses nerveuses centrales suit le perfectionnement des organes des sens. Il n'est pas besoin d'explications plus détaillées pour admettre la proposition suivante :

Phylogénétiquement, l'organe des sens apparaît avant le centre nerveux; en d'autres termes : *dans le complexe sensitivo-nerveux, c'est la partie sensitive qui est la plus primitive.*

On peut ensuite se demander si les relations, entre le centre nerveux et l'organe des sens, sont de simples relations de dépendance, ou si le centre nerveux n'est pas le produit de cet organe.

C'est à KLEINENBERG (**86**) que revient le mérite d'avoir répondu à cette question, par la lumineuse conception suivante : il soutient, en effet, que les organes des sens, pendant le développement embryonnaire, sont les véritables ébauches des masses nerveuses qui apparaissent, en profondeur, dans les stades ultérieurs. Ce sont ces organes des sens aussi qui, en se plaçant les uns à côté des autres, ont donné naissance aux grosses masses nerveuses centrales.

On a déjà vu que la phylogénie lui donnait raison, car les animaux pourvus de cellules sensitives peu différenciées et dispersées sur toute la surface du corps, sont dépourvus de centres nerveux, et que les parties nerveuses apparaissent, deviennent de plus en plus complexes et forment chez les animaux supérieurs le système nerveux central, au fur et à mesure que, dans la série animale, ces cellules se groupent en organe.

La manière dont se développe le système nerveux est aussi un bon argument en faveur de cette opinion; tous les organes des sens sont formés par des cellules ectodermiques, et tous les centres nerveux sont des épaississements de l'ectoderme et se forment à l'endroit même où ont apparu les premières différenciations sensitives.

On peut donc poser en principe :

Le centre nerveux est produit par l'organe sensitif qu'il innerve.

Les choses étant ainsi, il s'ensuivrait naturellement que chaque organe des sens en particulier devrait être l'endroit ou la cause de la formation d'un centre nerveux. Pour voir si cette déduction est exacte, il faut la vérifier sur un exemple : les Polychètes, et je me limiterai à l'examen de leur lobe céphalique.

Le plus grand nombre d'appareils sensitifs qui peuvent se trouver sur la tête d'un Polychète est atteint chez certaines familles de *Rapacia*. Le type idéal et complet, se trouvant du reste fréquemment réalisé, serait pourvu de deux palpes, cinq antennes, quatre yeux et deux organes nucaux. Lorsqu'on fait l'anatomie de l'encéphale qui, d'après la théorie de Kleinenberg, doit être formé par ce complexe d'organes sensitifs, on constate que cette masse nerveuse se décompose en trois masses qui innervent toujours la même catégorie d'organes des sens. Ainsi, on voit qu'une masse nerveuse antérieure innerve toujours les palpes, une autre masse médiane innerve toujours les antennes et les yeux, et enfin une troisième masse postérieure innerve les organes nucaux. Quelles que soient les variations qui se présentent dans le nombre et la forme des organes des sens, les rapports de ces trois régions cérébrales restent toujours les

mêmes. Qu'il n'y ait qu'une, deux, trois ou cinq antennes, deux ou quatre yeux, c'est toujours la masse moyenne du cerveau qui fournit les nerfs de ces organes. Qu'il y ait un organe nucal, allongé, ou globuleux, ou réduit à de simples fossettes ciliées, c'est toujours la masse postérieure du cerveau qui fournit les nerfs nécessaires à la transmission de l'impression. Toujours donc une de ces trois masses cérébrales innerve un groupe d'organes sensitifs, et toujours le même.

On voit donc que la proposition de plus haut ne paraît pas exacte. Il n'y a pas autant de centres nerveux qu'il y a d'organes des sens ; mais nous constatons un autre fait qu'on peut formuler de la manière suivante :

Dans le lobe céphalique d'un Polychète, les organes des sens sont disposés par groupes ; à chaque groupe correspond un centre nerveux (v. p. 163 et s.).

Un autre fait très remarquable, et qui paraît à première vue contredire aussi la proposition qui a été formulée sur l'origine des centres nerveux, est le suivant :

On devrait supposer que, chez un Polychète dépourvu d'organes des sens, ou du moins d'un des groupes d'organes des sens, les masses cérébrales correspondantes à ces organes doivent manquer. Eh bien, pas du tout. Lorsque, par exemple, les palpes manquent, la masse cérébrale antérieure existe néanmoins.

On pourrait expliquer ce fait, comme cela a été déjà fait en d'autres circonstances, en disant que le palpe a disparu secondairement et que la masse nerveuse dont il avait occasionné la formation a persisté comme organe rudimentaire ; mais cette explication, qui n'explique pas grand'chose est inutile.

Les organes des sens, productions épidermiques, sont en communication avec l'encéphale par leurs nerfs. Ces derniers sont donc les connexions directes du cerveau avec l'épiderme, mais ce ne sont pas les seules. En effet, la masse moyenne de l'encéphale, outre les communications établies par l'intermédiaire des nerfs antennaires,

possède une communication directe sur une grande partie de sa surface dorsale. La surface dorsale du lobe céphalique est pourvue de nombreuses cellules sensitives, d'autant plus nombreuses que les antennes sont plus réduites en nombre et en volume. Il en est de même pour les environs de l'organe nucal, et pour la face antérieure et ventrale du lobe céphalique occupé par les palpes. Toutes ces cellules sont en communication directe avec l'encéphale.

Les masses cérébrales qui forment l'encéphale des Polychètes communiquent avec l'épiderme, soit d'une façon médiate, par l'intermédiaire des nerfs des organes sensitifs, soit d'une manière immédiate, par une plus ou moins grande étendue de leur surface dorsale[1].

Examinons maintenant ce qui se passe dans le lobe céphalique d'un Polychète dépourvu d'un ou de plusieurs groupes d'organes sensitifs. Supposons que les palpes aient disparu, la masse cérébrale antérieure ne fournira pas de nerfs palpaires, mais elle ne recevra pas moins, sur l'espace où elle est en communication avec l'épiderme, les excitations fournies par les cellules sensitives qui se trouvent à cet endroit. De même lorsque les antennes disparaissent, cela ne veut pas dire que la sensation tactile ait disparu de la surface dorsale du lobe céphalique. Elle est diffuse seulement dans tout l'épiderme constituant cette paroi, et l'absence d'antennes n'empêche pas que la présence de la masse cérébrale moyenne ne soit justifiée, puisque cette dernière peut encore enregistrer des sensations soit tactiles, soit dermatoptiques. Ces surfaces cépha-

[1] Les anciens auteurs avaient déjà constaté l'union de l'épiderme avec le système nerveux. SEMPER (**76**, p. 144-148) est le premier qui l'ait démontrée par la méthode des coupes. JOURDAN (**84**) le constate pour le genre *Eunice*, et PRUVOT (**85**, p. 119) l'établit définitivement pour tous les Polychètes. ROHDE (**87**) en découvre les détails, en démontrant que la névroglie n'est qu'une transformation de la « Subcuticula », et en montrant que cette névroglie est en continuité de substance avec les cellules de soutien. Tous les autres auteurs qui se sont occupés du système nerveux des Polychètes ont constaté aussi l'union de l'épiderme avec les centres nerveux. HALLER (**89**) est le seul qui prétende que la névroglie est un tissu qui n'a rien de commun avec l'épiderme et en est toujours séparé par une membrane basale. Inutile de dire que l'opinion de cet auteur n'est pas soutenable.

liques pourvues de cellules sensitives et sur lesquelles se développent les organes des sens spécialisés seront appelées aires sensitives.

Pour la fonction sensorielle du lobe céphalique, la notion de l'organe des sens très spécialisé, comme l'antenne, les yeux, le palpe, etc., est secondaire, ce qu'il y a d'important, c'est la notion d'aire sensitive. La formation des centres nerveux est reliée aux aires sensitives et non pas aux organes des sens (v. p. 160 et s.).

Les aires sensitives avec leurs masses cérébrales respectives forment des régions sensitivo-nerveuses, dont le nombre et la position sont constants et dont les rapports sont toujours les mêmes. On peut donc émettre la proposition suivante :

Le lobe céphalique d'un Polychète est formé par un certain nombre de régions sensitivo-nerveuses; chaque région se décompose en une aire sensitive constante, quelle que soit la variation des organes des sens qui peuvent s'y former, et en un centre nerveux produit par cette aire sensitive.

Il reste maintenant à déterminer quel est le nombre des régions sensitivo-nerveuses du lobe céphalique des Polychètes. Tout ce qu'on vient de dire auparavant du groupement des organes sensitifs, permet de constater facilement que les palpes avec l'épiderme qui les entoure immédiatement et qui occupe par conséquent la face antérieure et une partie de la face ventrale du lobe céphalique, constituent une première aire sensitive, l'*aire palpaire* à laquelle se rattache le centre cérébral antérieur formé par deux masses symétriques, le *cerveau antérieur*. Ce complexe forme la *région palpaire*.

Une autre région, la *région sincipitale*, est formée par l'*aire sincipitale* qui supporte les yeux et les antennes et qui s'étend sur presque toute la face dorsale du lobe céphalique. A celle-ci se rattache le *cerveau moyen*.

Enfin, en troisième lieu, la *région nucale*, formée par l'*aire nucale*, s'étendant sur le bord postérieur du lobe céphalique et par le *cerveau postérieur*, est constituée en général par deux parties symétriques.

Le lobe céphalique des Polychètes, quel que soit le nombre des appendices qu'il supporte, est formé par trois régions sensitivo-nerveuses distinctes et conservant toujours entre elles les mêmes rapports et connexions (v. p. 174).

Le développement embryonnaire du lobe céphalique confirme cette manière de voir. En effet, la région sincipitale se forme par la transformation d'une partie de la plaque sincipitale de la larve; on sait que cette dernière supporte les yeux et les antennes larvaires.

L'organe nucal et sa masse nerveuse se forment comme un épaississement ectodermique isolé, et la même chose peut se dire pour les palpes; on peut donc dire :

Les trois régions sensitivo-nerveuses, qui composent le lobe céphalique des Polychètes, sont formées, dans le développement embryonnaire, par trois ébauches isolées (v. p. 168 et s.).

Lorsqu'on examine chacun des trois cerveaux, on constate qu'ils ne forment pas des masses unies, mais bien multilobées, pourvues de prolongements arrondis. Lorsqu'on considère les rapports de ces prolongements, on voit qu'ils correspondent aux organes des sens. Ainsi les yeux sont pourvus chacun d'un renflement formé de cellules nerveuses, et de même, souvent les nerfs des antennes traversent ou sont flanqués sur les côtés par des accumulations de cellules ganglionnaires. Il en est de même du nerf du palpe qui, chez beaucoup de Polychètes, est pourvu d'un gros ganglion, le ganglion palpaire. L'explication de ces productions est très facile, maintenant qu'on a la notion de la région sensitivo-nerveuse, mais elle a induit beaucoup d'auteurs en erreur, parce que ces derniers ont pris ces formations pour des unités indépendantes, tandis qu'en réalité ce ne sont que des dispositions secondaires.

Chez les Polychètes dépourvus d'appendices, les différents cerveaux sont lisses, et la seule raison de leur existence sont les trois aires sensitives. Dès qu'un appareil sensitif se forme, il va se produire en petit à l'intérieur de la région sensitivo-nerveuse correspondante ce qui s'est produit en grand dans le lobe céphalique, lors de

l'apparition des aires sensitives, c'est-à-dire que chaque organe des sens sera la cause de la formation d'une petite protubérance formée par des cellules ganglionnaires. Sur le cerveau moyen se formeront des ganglions antennaires et optiques, sur la région palpaire des ganglions palpaires, sur la région nucale des ganglions nucaux ; mais toutes ces productions, qui disparaissent avec l'organe qui a occasionné leur formation, sont loin d'avoir l'importance des trois cerveaux précédemment décrits. Ces derniers, en effet, sont produits par une disposition tout à fait primitive de la souche des Polychètes et par cela même ils sont constants chez tous ces animaux.

La morphologie de l'encéphale des Polychètes a donc été traitée jusqu'à présent d'après les principes erronés qui, par cela même, ne pouvaient donner aucun résultat appréciable. Comparer l'encéphale d'une forme pourvue de beaucoup d'appendices avec celui d'un Polychète qui en est dépourvu était chose absolument impossible et ne pouvait amener qu'à faire constater une différence énorme entre les deux animaux. En effet, l'encéphale de la première est bossué de ganglions aussi variés que nombreux, tandis que celui de l'autre est presque entièrement lisse. Ces énormes différences rendaient, dans



l'ancienne manière de faire, toute comparaison impossible, ce qui aurait été d'autant plus remarquable que le système nerveux central est ce qu'il y a de plus constant dans les autres groupes d'animaux.

On sait maintenant que, dans les deux exemples que nous avons pris, les différences ne sont que secondaires. Tous les ganglions, quel que soit leur nombre, n'ont pas grande importance morphologique, puisqu'ils naissent et disparaissent avec les organes des sens. Ce qui est constant, ce sont les trois régions sensitivo-nerveuses, et celles-là existent avec les mêmes rapports et des connexions identiques, aussi bien chez le Polychète pourvu d'organes des sens nombreux comme chez celui qui en est complètement dépourvu ; nous pouvons donc dire :

Dans l'encéphale des Polychètes, si les trois cerveaux sont produits par les aires sensitives, les ganglions sont produits par les organes des sens

spécialisés et disparaissent avec eux. Dans la morphologie de l'extrémité antérieure des Polychètes, il convient donc d'établir des comparaisons entre les régions sensitivo-nerveuses toujours fixes et non entre les ganglions très variables (v. chap. I, § 3).

Examinons maintenant le cas d'un Polychète dépourvu d'yeux et d'appendices. Les excitations extérieures ne seront pas moins perçues par cet animal. En effet, lorsque les appendices ont disparu, il reste des régions plus ou moins étendues, les aires sensitives, en communication directe avec la substance cérébrale. Même à supposer que les cellules sensitives soient absentes dans ces régions, les cellules ordinaires pourraient néanmoins remplir, jusqu'à un certain point, le rôle d'organe des sens. Toute cellule jeune est pourvue des rudiments des différentes sensibilités qui se spécialisent dans les cellules des divers organes des sens.

Mais dans les aires sensitives, les cellules sensitives existent; ce sont elles qui, en se groupant de diverses manières, ont donné naissance aux organes sensitifs très perfectionnés et spécialisés. Des groupes de cellules sensitives pourvues de poils tactiles ont formé les antennes; d'autres groupes formés de cellules qui eurent primitivement la sensation dermatoptique donnèrent naissance aux yeux, etc. On peut donc établir la proposition suivante :

L'organe des sens est formé par la spécialisation d'un point de l'aire sensitive.

Si les choses sont ainsi, il s'ensuit qu'avant l'existence des antennes existait la sensation du tact dans l'aire sincipitale, et qu'en même temps la sensation lumineuse se faisait déjà enregistrer dans la même aire. Il faut, en effet, arriver à la conclusion que ce n'est pas la création de l'antenne ou de l'œil qui a fait que l'animal a eu des sensations tactiles ou visuelles; ce sont les sensations tactiles et visuelles, très imparfaites il est vrai, qui ont occasionné le groupement des cellules peu spécialisées qui les ressentaient, en organes fortement différenciés et parfaitement adaptés à leurs fonctions. La même chose se constate pour les organes des sens des autres régions,

et, pour résumer, on peut dire qu'il faut que ces régions aient eu les mêmes spécialités de sensations que les organes des sens qui sont nés postérieurement à leur surface.

Si l'on veut s'imaginer l'évolution phylogénique de ces régions, on comprend facilement qu'il en soit ainsi. Lorsque le lobe céphalique était à l'état de simple calotte, située à l'extrémité avec laquelle progressait la souche des Polychètes, il était recouvert d'un épithélium indifférent. Peu à peu, certaines cellules, poussées par l'excitation fonctionnelle, acquirent une spécialité sensorielle encore faible. Ces cellules se formèrent surtout sur trois aires distinctes : l'une, antérieure, qui deviendra la région palpaire ; l'autre, dorsale, la région sincipitale, et une autre, postérieure, la région nucale. L'excitation fonctionnelle continuant, une différenciation s'établit entre les différentes cellules, et cette différenciation n'est pas la même, non seulement pour les différentes cellules d'une même région, mais pour les différentes régions elles-mêmes. En effet, les sensations tactiles et gustatives se localisent dans la région palpaire; les sensations tactiles et, en outre, les sensations dermatoptiques se localisent dans la région sincipitale; enfin, la sensation olfactive se localise dans la région nucale. Une spécialisation ultérieure a perfectionné ces différentes sensibilités et les cellules qui en sont l'expression se sont groupées en organes variés, nous pouvons donc dire :

Les trois régions sensitivo-nerveuses, qui forment le lobe céphalique des Polychètes, sont distinctes, non seulement au point de vue anatomique, mais aussi au point de vue physiologique. La région palpaire est gustative et tactile; la région sincipitale est tactile et visuelle, la région nucale est olfactive. Ces différentes régions, très primitives, ont donné leur caractère fonctionnel aux organes des sens spécialisés qui sont nés à leur surface (v. p. 174).

Les résultats auxquels je suis arrivé sont plutôt des résultats morphologiques qu'il s'agit maintenant d'approfondir par l'interprétation de la structure intime des régions sensitivo-nerveuses. Dans ce but,

je vais prendre comme objet d'étude l'une des régions d'abord, pour mieux limiter les diverses questions qui naîtront de cette étude.

La région nucale est formée par une aire nucale, dont certaines parties ou même la surface entière se spécialisent et donnent naissance aux organes nucaux, et par une masse nerveuse le cerveau postérieur. L'étude de l'organe nucal montre qu'il n'est qu'une partie de l'épiderme qui limite au dehors le lobe céphalique : sa paroi est en continuation directe avec la paroi épidermique, sa cuticule, le prolongement de la cuticule générale et ses cellules, la suite ininterrompue des cellules épidermiques, comme sa basale, n'est que la continuation de la basale du reste de l'épiderme. La paroi épidermique est limitée, comme la paroi de l'organe nucal, par la cuticule et par la basale, ce qui démontre que, dans cette dernière paroi, il n'entre aucun élément étranger à la première. On peut donc dire :

L'organe nucal est une modification de la paroi épidermique du lobe céphalique, et se trouve compris entre les mêmes limites : la cuticule et la basale (v. p. 250 et s.).

Quelle est alors la différence entre la paroi nucale et la paroi céphalique? Pour examiner cette question, il faut étudier les éléments qui entrent dans la constitution de ces deux couches unicellulaires.

L'épiderme est formé par des cellules en général allongées, placées les unes à côté des autres et qui toutes aboutissent du côté externe à la cuticule, du côté interne à la basale ; on peut y distinguer plusieurs catégories :

1° *Les cellules de soutien* qui ont leur extrémité cuticulaire renflée, leur extrémité basale filamenteuse. Lorsque l'épiderme est constitué uniquement par ces cellules, il forme en général une membrane mince, et alors les cellules sont presque cubiques; leurs filaments postérieurs sont intriqués pour former une mince basale. Lorsque l'épiderme contient des cellules d'autres catégories, les cellules de soutien sont forcées de s'allonger. A mesure que l'épiderme s'épaissit, leurs filaments basaux deviennent plus nombreux, et comme il

y a beaucoup de cellules dans un petit espace, ces filaments peuvent former une basale plus épaisse.

2° *Les cellules glandulaires* qui arrivent aussi à la cuticule et qui se terminent aussi par des filaments s'intriquant dans la basale. Ces cellules sont bordées par les cellules de soutien et communiquent avec l'extérieur par un mince orifice cuticulaire.

3° *Les cellules vibratiles*. Disposées comme les cellules de soutien et ayant la même forme, elles envoient à l'extrémité cuticulaire des prolongements protoplasmiques à travers de fins pores qui percent la cuticule (v. p. 266 et s.). Ces prolongements protoplasmiques sont les cils vibratiles.

4° *Les cellules nerveuses* qui n'arrivent en contact avec la cuticule qu'avec un fin prolongement passant entre les autres cellules et dont le corps cellulaire est situé entre les pieds de ces dernières.

Voilà les éléments, et les seuls, qui entrent dans la constitution de la paroi épidermique.

La basale est formée par le feutrage des filaments terminaux de ces diverses sortes d'éléments.

L'épiderme est une couche unicellulaire dont les seuls éléments sont les cellules de soutien, glandulaires, ciliées et nerveuses[1].

Tous ces éléments arrivent d'un côté à la cuticule et de l'autre côté à la basale, et quelle que soit l'épaisseur de l'épiderme, le chevauchement des éléments les uns sur les autres, les points de contact avec la cuticule et la basale persistent toujours. Il faut donc tenir compte, dans la description des cellules épidermiques, de ces deux points de contact constants qui constituent, pour insi dire, deux pôles opposés dans leur morphologie. On nommera la partie avoisinant l'un des pôles : *extrémité et connexion cuticulaire*, et l'autre : *extrémité et connexion basale* (v. p. 264, note 1).

Toute cellule épidermique possède deux rapports constants à l'intérieur de la paroi épidermique : l'un formé par la connexion cuticulaire et l'autre par la connexion basale.

[1] Voir pour l'historique de toute cette question, Eisig (**87**) et Soulier (**91**).

Les cellules de l'épiderme, quelle que soit leur nature, sont en rapport par leur face latérale et ce rapport n'est pas un rapport de continuité, mais un simple rapport de contact. Même le prolongement des cellules nerveuses n'est que simplement appliqué contre les cellules avoisinantes.

Le rapport des cellules dans la paroi épidermique se fait par simple contact[1].

Lorsqu'on examine la paroi de l'organe nucal, on constate la présence des quatre éléments qui viennent d'être décrits dans la paroi épidermique, et rien autre chose; seulement ces éléments ont subi ici quelques légères modifications. Les cellules nerveuses ont augmenté en nombre d'une façon tout à fait considérable, ce qui a occasionné un épaississement de la paroi et un allongement des cellules de soutien. Les cellules glandulaires ont été reléguées sur le pourtour de l'organe ou bien groupées en organes mucigènes. Les cellules vibratiles ont augmenté en nombre et se sont groupées aussi. Toutes ces modifications ne sont que des variations quantitatives et non qualitatives ; aussi peut-on dire :

Les éléments qui constituent la paroi de l'organe nucal sont les mêmes que ceux qui constituent la paroi épidermique ordinaire. Les différences entre ces deux parois sont plutôt quantitatives que qualitatives (v. p. 250 et s.).

Il y a un point cependant qu'il s'agit d'éclaircir. Les organes nucaux sont en communication avec le cerveau postérieur, tantôt sur une grande partie de leur masse, lorsque ce cerveau est près de l'épi-

[1] SEDGWICK (**86**) soutient que les cellules communiquent les unes avec les autres par de fins prolongements. Il admet que l'état de Syncitium est primitif et la division en cellules bien limitées n'est qu'un état secondaire. Cette conception, qui explique parfaitement comment des Protozoaires multinucléés ont pu donner naissance aux Métazoaires, n'est certes pas à appliquer à tous les tissus. Si, chez les plantes et certains animaux (?), les communications existent, comme restes d'un état primitif, il se peut fort bien, dans d'autres cas, que l'individualisation des cellules ait été poussée assez loin pour que toute communication primitive ait disparu. En tout cas, jamais on n'a constaté de communication protoplasmique entre les cellules épidermiques des Polychètes.

derme, tantôt par un petit pédoncule constitué par un nerf, lorsque le cerveau postérieur a émigré dans la cavité céphalique. On voit dans la paroi caronculaire les cellules nerveuses qui ont leur extrémité cuticulaire entre les cellules vibratiles envoyer leur prolongement opposé à travers le pédoncule dans le cerveau postérieur; ce prolongement, il ne peut y avoir de doute à ce sujet, est l'extrémité basale de la cellule, car on trouve tous les intermédiaires entre la cellule nerveuse, qui dans l'épiderme a son corps cellulaire vers le milieu de la hauteur de la paroi et possède des extrémités basales et cuticulaires très courtes, et la cellule nerveuse de la paroi de l'organe nucal qui a une extrémité cuticulaire courte, un corps cellulaire situé dans la paroi et une extrémité opposée qui traverse le pédoncule ou le nerf et se termine dans le cerveau postérieur. Du reste, lorsque cette masse nerveuse est accolée à la paroi de l'organe nucal, l'extrémité basale des cellules nerveuses est naturellement très courte aussi. Les extrémités basales des cellules de soutien ordinaires, situées en face de l'endroit où est la zone de contact du cerveau postérieur avec la paroi, passent aussi avec l'extrémité basale des cellules nerveuses à l'intérieur de la substance cérébrale.

Ce parcours des extrémités basales montre qu'il faut chercher la membrane basale là où elles doivent forcément aboutir, dans le cas présent en dessous de son niveau habituel. Lorsqu'on suit la membrane basale de l'épiderme, on voit qu'elle passe ininterrompue sur le nerf, lorsqu'il y en a un, ou directement sur le cerveau postérieur quand ce dernier est accolé à la paroi de l'organe nucal. Tous ces faits démontrent indubitablement que :

Le cerveau postérieur est situé en dedans de la basale. Il fait partie intégrante de la paroi épidermique qui constitue l'organe nucal [1].

[1] C'est JOURDAN (**87**, p. 252) qui, le premier, a clairement exprimé cette idée. « Il résulte de cette disposition une donnée ayant une certaine importance : c'est que le cerveau est situé tout entier dans l'épaisseur de la couche épithéliale des téguments. »

Je reproduis ici (fig. 9, texte) une figure extrêmement intéressante donnée par SALENSKY (**83**) à propos du développement d'*Aricia*. Cet auteur décrit la région

Cette constatation n'est pas suffisante ; il faut déterminer si le cerveau correspond à tout l'épiderme ou à l'une des parties de cette couche, et, dans ce cas, à quelle partie.

Comme on le sait déjà, le cerveau postérieur est limité par une membrane propre, qui n'est que la continuation de la basale épidermique. En dedans se trouve une couche corticale de cellules ganglionnaires et au milieu un noyau de substance ponctuée en continuation de substance avec le nerf nucal.

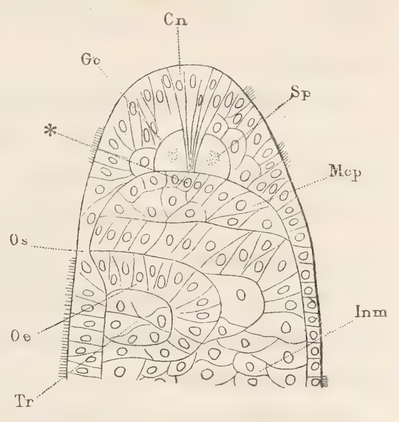


Fig. 9. — *Aricia fœtida.* — Coupe longitudinale de l'embryon au sixième jour du développement. — Les lettres et leur explication sont les mêmes que sur l'original.

Cn, cellules nerveuses de la plaque sincipitale qui se prolongent jusqu'au mésoderme céphalique ; *Go*, ganglion céphalique ; *Sp*, substance ponctuée ; *Mcp*, mésoderme céphalique ; *Os*, bouche ; *Oe*, partie œsophagienne de l'entoderme et l'œsophage ; *Tr*, trompe ; *Inm*, intestin ; *, (?). [D'après Salensky (**83**, pl. VII, fig. 8, Ar.).]

Les cellules ganglionnaires ressemblent comme structure aux cellules nerveuses épidermiques. Elles ont un prolongement bien marqué qui traverse la substance ponctuée et se continue dans le nerf nucal. Du côté opposé, il y a aussi probablement des filaments mais extrêmement minces, dirigés vers la basale, c'est-à-dire vers la membrane propre du cerveau postérieur. Le nerf nucal pénètre dans la paroi de l'organe nucal et ses filaments arrivent à la cuticule. Les prolongements des cellules ganglionnaires qui s'y rendent représentent donc l'extrémité cuticulaire de ces cellules. Il n'y a donc de dif-

supérieure de la coupe qu'il représente de la manière suivante (p. 203) : « Au sommet de la plaque sincipitale on peut toujours reconnaître un groupe de cellules (*Cn*) qui affectent la forme d'un entonnoir allongé dont le sommet touche à la substance ponctuée (*Sp*). Chaque cellule forme un prolongement qui traverse la substance ponctuée et se dirige presque verticalement vers le mésoderme céphalique (*Mcp.*) où il se réunit avec une cellule de ce feuillet. » L'inspection de cette figure montre son identité absolue avec celles que j'ai données des coupes de la paroi des organes

férence entre les cellules ganglionnaires et les cellules nerveuses épidermiques qu'au point de la longueur respective de deux extrémités, mais les rapports sont les mêmes. Cette constatation est fortifiée par le fait que les corps cellulaires des cellules nerveuses ganglionnaires et épidermiques sont disposés à partir de la paroi épidermique, jusqu'au fond du cerveau postérieur et le long du nerf nucal, en une série ininterrompue de niveaux successifs très rapprochés.

Les cellules nerveuses situées dans l'épiderme auront naturellement une courte extrémité cuticulaire et une longue extrémité basale; celles situées le long du nerf verront s'allonger la première extrémité et la seconde se raccourcir; enfin celles qui seront dans le cerveau postérieur auront une très longue extrémité cuticulaire et une très courte extrémité basale. Il est même possible que cette dernière extrémité disparaisse complètement; on a, dans ce cas, des cellules unipolaires.

Les cellules nerveuses ganglionnaires ne sont que des cellules nerveuses épidermiques, chez lesquelles les longueurs des deux extrémités sont en rapport inverse; en effet, les cellules nerveuses épidermiques ont l'extrémité basale plus courte que l'extrémité cuticulaire, tandis que les cellules nerveuses ganglionnaires ont l'extrémité basale plus longue que l'extrémité cuticulaire [1].

Les cellules nerveuses ganglionnaires sont entourées par des fibres

nucaux (fig. 46, p. ex.). Les cellules *Cn* ne sont pas nerveuses comme le veut Salensky, ni musculaires comme le veut Kleinenberg (**86**, p. 84). Ce sont ou des cellules de soutien ou des cellules ciliées dont elles ont les connexions habituelles. Les éléments nerveux sont les cellules arrondies situées entre les cellules de soutien et la substance ponctuée (*Sp*). Cette figure montre *qu'à certain stade de développement l'encéphale a le même aspect et la même structure que la paroi de l'organe nucal.*

[1] Cette identité des cellules nerveuses épidermiques et ganglionnaires a été constatée par de nombreux auteurs. Citons seulement Kleinenberg (**86**), qui déclare que, lorsque pendant le développement embryonnaire le centre nerveux commence à se séparer de l'antenne, on ne peut dire quelle cellule appartient à l'une, et quelle cellule à l'autre.

intriquées qui constituent la névroglie. Les fibres névrogliques pénètrent dans la substance ponctuée, la traversent, parcourent le nerf quand il y en a un, ou bien arrivent directement dans l'épiderme quand il n'y en a pas. Elles sont en continuation directe avec les extrémités basales des cellules de soutien qui forment la paroi de l'organe nucal, en contact direct avec le cerveau postérieur. La névroglie n'est donc que l'exagération de cette structure fibrillaire de l'extrémité basale, que possèdent toutes les cellules épidermiques et en particulier les cellules de soutien. Sur les limites du cerveau ces fibrilles forment, en se tassant, la membrane propre du cerveau ; on comprend maintenant que cette membrane ne soit que la continuation de la membrane basale épidermique.

Les cellules de soutien de la paroi de l'organe nucal, malgré le grand étirement qu'elles ont dû subir, ont donc gardé leur connexion ordinaire puisqu'elles arrivent d'un côté à la cuticule et de l'autre à la basale.

La névroglie est formée par l'extrémité basale des cellules de soutien, qui forment la paroi de l'organe nucal à l'endroit où s'établit la communication, médiate [nerf] *ou immédiate, avec le cerveau postérieur. La structure fibrillaire de la névroglie n'est que l'exagération de la structure ordinaire de l'extrémité basale des cellules épidermiques* [1].

La substance ponctuée contient donc des fibres nerveuses et des fibres névrogliques. Comme ces fibres partent de divers côtés, l'aspect de cette substance est celui d'une masse fibrillaire enchevêtrée, dont les éléments se coupent sous divers angles et forment par conséquent des sortes de réseaux par superposition. Le nerf, qui n'est que la continuation de la substance ponctuée, est formé des mêmes éléments, mais suivant à son intérieur un parcours plus ou moins parallèle. Cet aspect différent des deux est dû à la présence ou à l'absence de cellules dans les environs ; cela se conçoit facilement. Lors-

[1] ROHDE (**87**) a démontré que, chez les Aphroditiens, les cellules de soutien sont unies aux fibres névrogliques, et WAWRZIK (**92**) a continué la démonstration pour un très grand nombre de familles de Polychètes.

qu'il y a des cellules nerveuses sur les côtés du nerf, la direction de leurs prolongements vient déranger la régularité de disposition des fibres émanant des cellules situées dans le ganglion ou l'épiderme.

Le nerf et la substance ponctuée sont les parties d'une même masse, formée par les fibres nerveuses et les fibres névrogliques. La seule différence qu'ils présentent est la disposition de ces fibres, parallèles dans le premier cas et se croisant dans divers sens dans le second [1].

[1] ROHDE (**87**, p. 51) est arrivé à la même conclusion : « Hirn, Bauchmark und Nerven im Wesentlichen denselben Bau haben, da sie sämmtlich aus feinen nicht mit einander anastomosirenden Fibrillen bestehen, welche im Hirn wirr durcheinander ziehen, in Bauchmark dagegen and noch mehr in den Nerven grösstentheils längs verlaufen. »

La question de la structure de la substance ponctuée se rattache à une question très discutée encore, celle des rapports réciproques des cellules nerveuses et de leurs prolongements. A ce sujet, il y a beaucoup de théories qui peuvent se grouper de la manière suivante :

1° *Théorie du contact.* Le corps cellulaire et son prolongement forment une unité morphologique nommée par WALDEYER (**91**), *Neuron.* Les neurones représentent une seule cellule et se mettent en rapport, les uns avec les autres, au moyen de prolongements, mais par simple contact. On trouvera un exposé très complet de cette théorie, soutenue par Ramon y Cajal, van Gechuchten, Retzius, etc., et la majorité des histologistes, dans le traité de v. LENHOSSÈK (**95**).

2° *Théorie de la continuité.* On peut y distinguer :

a) Les théories se groupant autour de celle de Gerlach, soutenue surtout par HALLER (**89** et **95**). Cet auteur croit que la substance ponctuée est formée par un réseau névroglique, sans communication avec l'épiderme, superposé à un réseau nerveux. Ce dernier est formé par les prolongements des cellules nerveuses et donne naissance aux nerfs sensitifs.

b) La théorie soutenue par GOLGI (**94**), d'après laquelle les dendrites ne seraient pas de nature nerveuse. Il admet une communication directe des éléments nerveux au moyen des cylindres-axes d'une catégorie de cellules et de collatérales d'une seconde catégorie. Le réseau que forment ces différents prolongements sert d'origine aux nerfs sensitifs.

c) La théorie de Schultze reprise par DOGIEL (**93**). D'après cette théorie, les fibrilles constituant le cylindre-axe forment un réseau continu et traversent un grand nombre de cellules. Ces dernières sont disposées au point de croisement de ces fibrilles nerveuses.

d) Mentionnons seulement l'idée bizarre que ROHDE (**95**) se fait de l'union (?) des cellules nerveuses avec la névroglie. Il croit que le réseau névroglique se continue à l'intérieur de la cellule par des fibrilles constituant le spongioplasma.

Il est, je crois, inutile d'exposer les différentes opinions sur la structure de la substance ponctuée des Polychètes, toutes trouvant leur place dans l'une des catégories de plus haut.

Est-il besoin maintenant d'insister beaucoup pour déterminer la valeur morphologique du cerveau postérieur ? Il est constitué en entier par des cellules nerveuses et par l'extrémité basale des cellules de soutien. Il correspond donc à la partie inférieure de la paroi de l'organe nucal, qui contient aussi des cellules nerveuses, des extrémités basales des cellules de soutien et même une substance ponctuée, le nerf nucal. On peut donc dire :

Le cerveau postérieur correspond à la région inférieure de la paroi de l'organe nucal. Ce n'est donc que l'exagération des dispositions structurales de cette partie qui, à son tour, n'est que l'exagération de ce qui se montre dans la région inférieure de toute paroi épidermique.

Les cératostyles des antennes et les palpostyles des palpes ont une structure qui est analogue à celle des organes nucaux. Des cellules nerveuses épidermiques, de même forme que les cellules correspondantes de l'organe nucal, ont leur extrémité cuticulaire située entre des cellules épidermiques qui, dans ce cas, ne sont pas des cellules ciliées mais de simples cellules de soutien. Le corps cellulaire est situé dans l'épaisseur de l'épiderme et l'extrémité basale très longue constitue le nerf antennaire ou palpaire et pénètre dans les cerveaux moyens ou antérieurs [1]. Le nerf est toujours en dedans de la basale et représente, comme pour l'organe nucal, l'endroit où s'établit la continuité de substance entre la paroi épidermique et les masses cérébroïdes.

Les yeux possèdent aussi une structure analogue ; seulement les cellules nerveuses se sont transformées en cellules optiques. Leur connexion cuticulaire se fait par une large surface qui sécrète le cristallin ; le reste du corps cellulaire forme la rétine avec son revêtement de pigment, et l'extrémité basale très longue constitue un nerf optique qui va se terminer dans le cerveau moyen [2].

La structure du cerveau moyen et antérieur est aussi semblable à celle du cerveau postérieur.

[1] On trouvera des détails sur ce point dans le travail de RETZIUS (**95**).

[2] Voyez ANDREWS (**92**).

On sait déjà que les organes des sens ne sont que la spécialisation de certaines parties d'aires sensitives primitives. Ces aires, qu'on peut étudier chez les formes dépourvues d'appendices, possèdent des cellules nerveuses sensitives [1] dont l'extrémité cuticulaire filamenteuse passe entre deux cellules de soutien et dont l'extrémité basale forme un prolongement qui se termine dans la masse nerveuse sous-jacente. L'extrémité cuticulaire filamenteuse est généralement très courte ; souvent la connexion avec la cuticule se fait sur une grande surface, ce qui veut dire qu'il n'y a pas de fibre cuticulaire. Le corps cellulaire est en général bien développé et le cytoplasme plus abondant que dans les cellules nerveuses des organes spécialisés.

Les éléments nerveux palpaires, antennaires, optiques, nucaux, sont dérivés de ces cellules nerveuses primitives. Les ganglions spécialisés sont aussi dérivés des trois cerveaux primitifs. On est donc en droit de dire :

Les trois cerveaux (antérieur, moyen, postérieur) *qui constituent l'encéphale, représentent la portion interne ou basale, les trois aires sen-*

[1] Ces cellules, avec leur long filament basal qui se termine dans la substance ponctuée, ont été décrites et exactement interprétées, surtout par Lenhossèk (**92**) chez le Lombric. Seulement cet auteur n'a pas vu que ces cellules sont groupées en véritables organes, comme Langdon (**95**) l'a démontré plus tard, et non distribuées sur toute la surface du corps de l'animal. Lenhossèk a commis aussi l'erreur de croire que les prolongements des cellules sensitives pouvaient traverser la basale et passer à travers les muscles.

Jourdan (**92**), dans une étude sur les épithéliums sensitifs des Polychètes, est arrivé à des résultats poursuivis sur un nombre d'espèces assez grand pour l'autoriser à dire « que des observations nouvelles et plus étendues nous apporteront des résultats analogues confirmatifs et incapables sans doute de modifier nos idées sur ce sujet, mais je crois aussi qu'elles ne nous feront connaître aucun fait important nouveau ». Ces résultats destinés à affronter victorieusement la suite des siècles, sont les suivants : le nerf sensitif se termine dans l'épiderme ; les terminaisons nerveuses peuvent se mettre en relation avec des cellules en bâtonnet, avec des cellules vibratiles (!) et avec des cellules cylindriques (!). Dans l'année même de l'apparition du travail de Jourdan, Lenhossèk a montré que ces résultats immuables sont de pures illusions... techniques. Le nerf sensitif prend son origine dans l'épiderme et n'est que le prolongement des cellules en bâtonnet; je puis ajouter que les cellules vibratiles et cylindriques n'ont rien de sensitif. Il est très curieux de constater qu'il n'est rien de plus éphémère qu'un résultat immuable.

sitives (palpaire, sincipitale, nucale) *la portion externe, ou cuticulaire, de la paroi épidermique unicellulaire qui forme les trois régions sensitivo-nerveuses* (palpaire, sincipitale, nucale) *du lobe céphalique des Polychètes.*

L'embryogénie confirme cette proposition. Les cerveaux naissent comme un épaississement de la paroi épidermique du lobe céphalique et cet épaississement s'effectue par l'apparition de cellules nerveuses dans la portion basale de l'épiderme. La masse qui deviendra un des cerveaux a l'apparence d'une hernie de la paroi épidermique, hernie qui refoule la basale et les tissus sous-jacents devant elle, tout en étant en continuité sur les côtés avec l'épiderme non modifié. Cet état se rencontre fréquemment, même chez les adultes, parmi les formes dépourvues d'organes des sens spécialisés.

Pendant la période embryonnaire chez tous les Polychètes et pendant toute la vie de certaines formes, il y a communication directe, sur une grande surface, entre la portion basale et la portion cuticulaire de la paroi épidermique qui constitue une région sensitivo-nerveuse. Les cellules nerveuses sont également distribuées dans toute l'épaisseur de la hernie nerveuse. Mais dans la suite du développement embryonnaire, la hernie s'étrangle de plus en plus, la surface de contact des deux portions de l'épiderme diminue, la région basale refoulant les tissus devant elle avance de plus en plus dans la cavité du lobe céphalique et n'est plus reliée à la région cuticulaire que par un pédoncule. Les cellules nerveuses restent cantonnées, les unes dans la portion cuticulaire, les autres dans le cerveau ainsi formé, et il ne reste dans le pédoncule que les prolongements des cellules nerveuses (soit des extrémités basales, soit des extrémités cuticulaires ou bien les deux) et les extrémités basales des cellules de soutien. Le pédoncule ainsi formé n'est autre chose que le *nerf.*

La surface de contact des deux portions de l'épiderme qui constitue l'ébauche nerveuse peut s'étrangler en plusieurs points ; le péritoine peut pénétrer de plusieurs côtés et entourer plusieurs portions de la zone de contact. Cela n'a pas d'importance ; il se forme plu-

sieurs nerfs au lieu d'un, mais toujours ces nerfs seront limités par la basale de tout côté. On peut donc formuler la proposition suivante :

Les nerfs des organes des sens spécialisés sont, dans leur portion libre, les restes de la communication primitive entre la portion basale (ganglion) *et la portion cuticulaire* (organe des sens) *de la paroi épidermique qui constituait l'ébauche de la région sensitivo-nerveuse correspondante.*

Si cette proposition est vraie, on s'explique pourquoi la loi des connexions nerveuses de Geoffroy Saint-Hilaire a partout été vérifiée et se trouve être l'une des bases de l'anatomie comparée. Il n'est pas besoin de longs développements pour comprendre que :

Les connexions nerveuses entre les organes des sens et les centres nerveux sont primitives, et sont la conséquence forcée du développement phylogénétique et embryonnaire des deux catégories d'organes[1].

Il est très facile d'appliquer à tous les invertébrés la proposition précédente. Il n'en est pas de même à première vue pour les vertébrés, car leur système nerveux central se forme par une invagination : le tube médullaire, qui s'isole complètement du reste de l'épiderme. Les connexions avec les organes périphériques sont donc forcément secondaires.

[1] L'embryogénie fournit aussi des preuves à l'appui de cette proposition, et à ce sujet une observation de KLEINENBERG (**86**, p. 65-66) est surtout importante. Décrivant le développement du centre antennaire aux dépens de l'antenne, il dit que : « Die Leitungsbahnen zwieschen den empfindlichen Antennen und dem Centralorgan sind schon durch die Entstehungsweise des letzteren vorgezeichnet... Die Zellen, welche sich ablösen um zum Centralorgan geschlagen zu werden, bleiben aber mit einem Faden in Sinnesorgan stecken. »

Il ne faut pas confondre les propositions de plus haut avec les idées de HENSEN (**64**). Il y a bien un point commun : c'est que les connexions du centre nerveux et de l'organe terminal sont primitives; mais la manière dont les connexions s'effectuent est différente. Hensen croit aux relations de continuité primitive des différents éléments, tandis qu'ici on soutient que si la continuité existe (ce qui est très improbable) elle ne peut être que secondaire. Pour Hensen, l'ébauche sensitivo-nerveuse est un sincytium à éléments situés à des niveaux différents ; pour moi, l'ébauche nerveuse est une couche épidermique unicellulaire, dont les éléments sont unis à la cuticule et à la basale et non entre eux, et qui conservent leurs rapports, quelles que soient les modifications subies.

L'explication de cette anomalie apparente est extrêmement facile lorsqu'on a établi les homologies entre le complexe sensitivo-nerveux des invertébrés et celui des vertébrés. On a vu que toute la région sensitivo-nerveuse des Polychètes n'est qu'une simple paroi épidermique unicellulaire modifiée. Le tube nerveux des vertébrés n'est aussi qu'une simple paroi épidermique unicellulaire modifiée, comme le montre l'embryogénie de ces animaux, seulement ici, de par le mode de développement, c'est la basale qui est à l'extérieure et la cuticule à l'intérieur [le canal de l'épendyme représente, en effet, une portion de l'espace externe]. La structure des deux est identique ; les cellules épendymaires correspondent aux cellules de soutien ou vibratiles, les neuroblastes aux cellules nerveuses épidermiques ou ganglionnaires. Cela n'a pas besoin de grand développement ; la simple inspection des figures de coupes de l'organe nucal et de coupes de la moelle des embryons de vertébrés suffit amplement pour le démontrer. Le nerf est dans les deux cas tout contre la basale, du côté externe de la paroi du tube nerveux, parce que la basale est externe dans la moelle des vertébrés, du côté interne dans la paroi sensitive des invertébrés, parce que la basale est interne. L'accroissement en épaisseur dans les deux cas, se fait par la multiplication des cellules nerveuses épidermiques ou neuroblastes dans la région basale de la paroi. La structure de la paroi cérébrale n'est aussi que l'exagération de la structure médullaire; on peut donc dire :

Le tube nerveux qui forme le système nerveux central des vertébrés, est l'homologue de toute la région sensitivo-nerveuse [aire sensitive + centre nerveux] *des Polychètes. La structure fondamentale de ces deux organes est identique, les deux n'étant que la transformation d'une couche épidermique unicellulaire primitive, comprise entre la cuticule et la basale. La seule différence que présente le tube nerveux des vertébrés avec la région sensitivo-nerveuse des Polychètes est que, dans le premier, la basale est à l'extérieur, dans la seconde à l'intérieur. Cette différence n'est que la conséquence du mode de développement du tube nerveux.*

Les vertébrés sont recouverts par une couche ectodermique qui, dans les stades initiaux du développement, est unicellulaire. Personne n'a mis en doute l'homologie de cette paroi avec l'épiderme des Polychètes. On peut donc dire :

L'épiderme des vertébrés est l'homologue de l'épiderme des Polychètes. Les deux sont compris entre une cuticule et une basale, ayant dans les deux cas la même situation respective, la cuticule à l'extérieur et la basale à l'intérieur.

Si l'on compare maintenant l'invertébré au vertébré, et si l'on fait abstraction de tous les autres organes, en ne considérant que les rapports des parois épidermiques, on peut établir le schéma suivant :

L'invertébré est formé par une seule enveloppe épidermique, le vertébré par deux enveloppes emboîtées ; l'une externe, dont les éléments présentent vers l'extérieur la même connexion que chez l'invertébré ; l'autre interne dont les éléments présentent vers l'extérieur la connexion opposée. En d'autres termes : *Le vertébré est formé par deux enveloppes épidermiques emboîtées, se regardant par la basale.*

Cette constatation donne la clef des différences qu'il y a entre le système nerveux des vertébrés et des invertébrés, et permet d'établir les homologies réelles entre ces deux groupes. En effet, prenons un exemple concret : l'œil. Chez les Polychètes, cet organe avec son nerf et son centre n'est que la transformation de l'enveloppe épidermique et tout se trouve logé dans l'épaisseur de cette dernière. La connexion entre la cellule oculaire, le nerf et l'organe central est la conséquence nécessaire du développement du complexe ou région optique, et cette connexion est forcément primitive.

Chez le vertébré, l'œil est formé par deux parties différentes :

a) Une évagination de l'enveloppe interne (la paroi cérébrale) qui formera la rétine et le nerf optique. Cette évagination est strictement homologue à toute la région optique de l'invertébré, et dans son intérieur les connexions seront tout aussi *primitives*, tout aussi *conséquences nécessaires* du mode de développement que dans la ré-

gion optique de l'invertébré. Seulement, comme chez le vertébré la basale est à l'extérieur, les cellules sensitives (bâtonnets et cônes) et les fibres nerveuses seront dans un rapport qui est l'inverse de celui des éléments de la région optique de l'invertébré.

b) Une invagination de la paroi externe (épiderme) qui formera le cristallin. [Je laisse de côté les produits mésodermiques.] Cette invagination est aussi l'homologue de toute la région optique, et les connexions à son intérieur seront aussi primitives.

L'œil de l'invertébré n'est donc pas comparable à l'œil tout entier du vertébré, puisque ce dernier est formé par deux parties qui sont, toutes deux, homologues à toute la région optique du premier.

Ces faits peuvent s'étendre à tous les organes des sens [1] ; cela se conçoit aisément. Les deux enveloppes du vertébré peuvent produire en se modifiant des formations analogues aux transformations que subit l'enveloppe simple des invertébrés.

Il est inutile, je crois, d'insister plus longuement et apporter des preuves plus nombreuses. Le lecteur au courant de la structure et du développement du système nerveux des vertébrés pourra trouver de nombreux exemples et applications. Il suffit d'énoncer les propositions suivantes :

Les régions sensitivo-nerveuses des invertébrés ne sont pas homologues des régions sensitivo-nerveuses des vertébrés. Chez les invertébrés, ces régions sont produites par les transformations d'une région de l'unique enveloppe ectodermique qui limite leur corps à l'extérieur. Chez les vertébrés, ces régions sont formées par deux ébauches [au moins], *provenant de la transformation des deux enveloppes ectodermiques emboîtées.*

Morphologiquement, la région sensitivo-nerveuse des vertébrés est formée par [au moins] *deux régions sensitivo-nerveuses d'invertébrés,*

[1] Hofmann (**94**) a démontré, en effet, que chez *Acanthias* les nerfs crâniens segmentaires et les nerfs spinaux dorsaux ne naissent pas comme des excroissances segmentaires dorsales d'une crête dorsale médiane, mais sont *des évaginations* paires et segmentaires du tube médullaire même. Ils ont donc un développement *identique à celui de la vésicule optique.*

une externe, à éléments disposés comme chez l'invertébré, et l'autre interne, à éléments disposés en ordre inverse.

L'union des ébauches des deux enveloppes ectodermiques du vertébré est secondaire, mais la connexion des éléments à l'intérieur de chaque ébauche est primitive, comme dans la région sensitivo-nerveuse de l'invertébré et n'est que la conséquence nécessaire du développement de ces ébauches.

Les quatre sortes de cellules (de soutien, vibratiles, glandulaires et nerveuses) qui entrent dans la constitution de l'épiderme et de ses modifications ne sont pas fondamentalement différentes. L'épiderme de l'embryon est formé par une seule catégorie de cellules, dont l'aspect et la forme sont les mêmes que ceux des cellules de soutien qui forment l'épiderme indifférent des Polychètes adultes. Ce sont des cellules presque cubiques ou légèrement allongées, dont la connexion cuticulaire se fait sur une large surface et dont la connexion basale est aussi très étendue, et ne possède que quelques filaments basaux courts et assez épais. Toutes les autres catégories de cellules se forment pendant le développement aux dépens de ces cellules épidermiques embryonnaires, par des modifications qui s'introduisent dans leur structure protoplasmique à la suite de différenciations fonctionnelles. Les cellules de soutien, dans les endroits où l'épiderme adulte n'a pas subi d'adaptation fonctionnelle spéciale, conservent l'aspect et la structure de ces cellules embryonnaires. On peut donc émettre la proposition suivante :

Les diverses catégories de cellules qui entrent dans la constitution de la paroi épidermique et de ses dérivés ne sont que des modifications d'une seule et même catégorie d'éléments : la cellule épidermique embryonnaire, dont les cellules de soutien non spécialisées de l'adulte sont les représentants, presque pas modifiés.

La cellule épidermique embryonnaire ou, ce qui revient au même, la cellule de soutien de l'adulte, sécrète du côté externe la cuticule, du côté interne, par l'intrication des filaments postérieurs, forme la

basale. Ces cellules, placées à côté les unes des autres, sont unies par leur face latérale par simple contact. Elles peuvent donc s'écarter les unes des autres, mais elles ne peuvent pas quitter leurs connexions basales et cuticulaires. Quelles que soient les modifications que subit leur corps cellulaire, les extrémités externes et internes restent toujours attachées à la cuticule et à la basale. Lorsqu'une cellule épidermique se divise, la ligne de séparation est toujours dirigée dans le sens de l'épaisseur de la paroi épidermique, de sorte que, dès leur naissance, les deux cellules filles possèdent déjà les mêmes connexions que la cellule mère. Ces deux points fixes, la connexion cuticulaire et la connexion basale, sont l'un des principaux facteurs de la morphologie des cellules épidermiques et sont les causes tangibles de la polarité (il ne faut pas prendre ce terme dans son sens physiologique) cellulaire.

Toute cellule épidermique, sans excepter les cellules nerveuses, sont primitivement bipolaires. L'un des pôles est formé par la connexion cuticulaire, l'autre par la connexion basale[1].

Les embryons, dont la paroi épidermique n'est formée que par des cellules embryonnaires, ressentent cependant les sensations tactiles, visuelles, etc., sont enveloppés par une mince cuticule, et peuvent se couvrir d'une mince couche de mucus. Les différentes sensations, la propriété de sécréter la cuticule et la propriété de sécréter une substance muqueuse, sont dans les attributs de la cellule épidermique embryonnaire. Il va sans dire que la sensation tactile ou dermatoptique est très faible, mais elle existe néanmoins ; la cuticule est bien mince et la sécrétion bien peu abondante, mais on n'en constate pas moins leur présence. La cellule épidermique embryonnaire a déjà un peu perfectionné certaines propriétés inhérentes à tout protoplasme vivant non différencié : la sensibilité et la sécrétion.

[1] Je rappelle seulement que Hiss (**86**) a démontré que les neuroblastes des ganglions spinaux des vertébrés sont toujours bipolaires.

La cellule épidermique embryonnaire ou la cellule universelle[1] *possède à l'état diffus les différentes propriétés qui caractérisent les diverses catégories de cellules spécialisées qui en dérivent.*

Les cellules nerveuses, ciliées, de soutien et glandulaires, n'acquièrent une spécialité qu'aux dépens des autres propriétés protoplasmiques. La cellule de soutien, très allongée, peut sécréter la cuticule, mais elle perd son excitabilité. Son plasma devient fibreux et offre par cette structure une résistance spéciale à la traction. La cellule glandulaire n'est ni excitable, ni capable de sécréter la cuticule, ce qui explique la formation de l'orifice excréteur dans la cuticule. Les cellules ciliées ont subi une transformation moins grande, ce qui explique pourquoi elles peuvent encore sécréter la cuticule, mais en bien moins grande quantité que les cellules de soutien. Les cellules nerveuses ne peuvent ni sécréter, ni offrir de résistance à la traction, mais elles ont une sensibilité bien plus forte que les cellules embryonnaires.

Il est certain que :

Lorsqu'une cellule embryonnaire ou universelle se spécialise, elle n'acquiert la propriété qui lui donne son caractère qu'aux dépens des autres propriétés dont elle était primitivement pourvue.

Le cytoplasme des cellules embryonnaires ou universelles présente un aspect homogène. Il en est tout autrement pour les cellules spécialisées. En effet, dans la masse homogène, qui paraît constituer le fond primitif, apparaissent, au fur et à mesure de la spécialisation des cellules, des formations qui varient avec la fonction cellulaire. Le cytoplasme des longues cellules de soutien a une structure fibrillaire, celui des cellules glandulaires une structure alvéolaire, celui des cellules ciliées une structure granulée et, enfin, le cytoplasme des cellules nerveuses contient des granulations

[1] J'appelle *universelles* les cellules épidermiques qui ne se sont pas spécialisées dans un sens donné, qui possèdent donc toutes les propriétés protoplasmiques à peu près au même degré. Ce terme est meilleur que *cellule indifférente*, car cette sorte de cellule n'est nullement insensible aux excitations externes ou internes.

chromophiles et des fibrilles particulières [1]. On peut donc dire : *La structure du cytoplasma est fonction du rôle physiologique de la cellule.*

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1792. Bruguière. Histoire naturelle des vers, t. I. [*Encyclopédie méthodique, Paris, Panckoucke*, 757 *p.*]

1820. Savigny (J.-C.). Système des Annélides, principalement de ceux des côtes de l'Égypte et de la Syrie. [*Description de l'Égypte. Histoire naturelle, t.* I, 125 *p.*]

1834. Audouin et Milne-Edwards. Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France, etc. [*Paris, Crochard, t.* II (Annélides), 290 *p.*, 18 *pl.*]

1845. Johnston (G.). Miscellania Zoologica. [*Ann. and Mag. nat. Hist.* (sér. 1), *t.* XVI, *p.* 4-10, *pl.* II.]

1850. Grube (A.-E.). Die Familien der Anneliden. [*Arch. für Naturgeschichte, Jahrg.* 16, *Bd.* I, *p.* 249-364.]

—50. Quatrefages (A. de). Études sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoire sur la famille des Polyophthalmiens (*Polyophtalmea* nob.). [*Ann. des sc. nat.* (*sér.* 3), Zoologie, *t. XIII*, *p.* 5-24, *pl.* II.]

—50. Sars (M.). Beretning om en i Sommeren 1849 foretagn Zoologisk Reise i Lofoten og Finmarken. [*Nyt Magazin for Naturvidenskaberne, t. VI, p.* 121-211, (1851). Separatim : *Christiania, Dahl*, (1850), 91 *p.*]

1851. Williams (Th.). Report on the British Annelida. [*Rep. Brit. Ass.* 21 *Meet.*, 1851, *p.* 159-272, *pl.* II-XI.]

1855. Grube (Ed.). Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. [*Archiv. für Naturgeschichte, Jahrg.* 21, *Bd.* I, *p.* 81-136, *pl.* III-V.]

1857. Kinberg (I.-G.-H.). Animalia Annulata nova sive minus cognita. [*Öfv. af Kongl. Vetensk. Akad. Forh.*, *p.* 11-14. (1857).]

1858. Kinberg (I.-G.-H.). Annulata. — Kongliga svenska fregatten Eugenies resa omkring Jorden, etc., Zoologi I. [*Stockholm, P. A. Norstedt et Söner, Häft* 4, Annulater, *p.* 9-32.]

1861. Schmarda (L.). Neue wirbellose Thiere beobachtet und gesammelt auf einer Reise um die Erde, 1853 bis 1857. [*Leipzig, Engelmann,* Bd. I, *Zweite Hälfte* (Anneliden), 164 *p.*, 22 *pl.*]

[1] Voyez pour la structure de la cellule nerveuse Pflücke (**95**), qui a donné l'historique complet de cette question.

1862. Keferstein (W.). Untersuchungen über niedere Seethiere. [*Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd.* XII, *p.* 1-147, *pl.* I-XI.]

—62. Sars (M.). Uddrag af en Afhandling over norske Annelider. [*Forh. i Vidensk.-Selsk. i Christiania* (aar 1861), *p.* 50-59.]

1863. Grube (Ed.). Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. Sechster Beitrag. [*Archiv. für Naturgeschichte, Jahrg.* 29, *Bd.* I, *p.* 36-69, *pl.* IV-VI.]

1864. Claparède (Ed.). Glanures zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales). [*Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, t.* XVII, *p.* 263-600, *pl.* I-VIII.]

—64. Ehlers (E.). Die Borstenwürmer. Ir Theil. [*Leipzig, Engelmann, p.* 1-268, *pl.* I-XI.]

—64. Hensen (V.). Ueber die Entwicklung der Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. [*Archiv für path. Anat., Bd.* XXXI, *p.* 51-73, 2 *pl.*]

1865. Claparède (Ed.). Compte rendu sur la « Note sur la classification des Annélides » de Quatrefages. [*Bibliothèque univers., t.* XXII, *p.* 346.]

—65. Quatrefages (A. de). Histoire naturelle des Annélides marins et d'eau douce. Annélides et Géphyriens. [*Paris, Librairie encycl. Roret, t.* I, vii+588 *p., t.* II, 794 *p., t.* III, 24 *p.*+20 *pl.*]

—65 *a*. Quatrefages (A. de). Note sur la classification des Annélides. [*C. R. Ac. sc. Paris, t.* LX, *p.* 586-601.]

—65 *b*. Quatrefages (A. de). Note sur la classification des Annélides, et réponse aux observations de M. Claparède. [*Ann. sc. nat.* (*sér.* 5), Zoologie, *t.* III, *p.* 253-296.]

1867. Kinberg (I.-G.-H.). On Amphinomernas systematik. [*Öfvers. K. vet. Akad. Förh., Ärg.* 22, *p.* 83-91.]

—67. Malmgren (A.-J.). Annulata polychæta Spetsbergiæ, Grönlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ hactenus cognita. [*Öfvers. K. vet. Akad. Förh., Ärg.* 24, *p.* 127-238, *pl.* II-XV.]

1868. Claparède (Ed.). Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. Première partie. [*Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, t.* XIX, *p.* 313-584, *pl.* I-XVI.]

—68. Ehlers (E.). Die Borstenwürmer. IIr Theil. [*Leipzig, Engelmann, p.* 269-748, *pl.* XII-XXIV.]

1870. Baird (W.). Contributions towards a Monograph of the Species belonging to the *Amphinomacea*, with a List of the known species, etc. [*Journ. of the Proceeding Linn. Soc. London*, Zoologie, *V.* X, *p.* 215-250, *pl.* IV-VI.]

1876. Semper (C.). Die Verwandschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III Strobilation und Segmentation. [*Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzbourg, Bd.* III, *p.* 115-404, *pl.* V-XV.)

1877. MAC-INTOSH (W.-C.). On British Annelida. Part I : Euphrosinidæ, Amphinomidæ, Aphroditidæ, Polynoïdæ, Acoetidæ and Sigalionidæ. [*Trans. Zool. Soc. London, V.* IX (*Part VII*), *p.* 371-394, *pl.* 67-70.]

1878. GRUBE (ED.). Annulata Semperiana. [*Mém. de l'Acad. imp. des sc. de Saint-Pétersbourg* (*sér.* 7), *t.* XXV, IX+308 *p.*, 15 *pl.*]

1879. LANGERHANS (P.). Die Wurmfauna von Madeira. Ir Theil. [*Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd* XXXII, *p.* 513-592, *pl.* XXXI-XXXIII.]

1880. LANGERHANS (P.). Die Wurmfauna Madeiras. IIr Theil. [*Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd* XXXIII, *p.* 271-316, *pl.* XIV-XVII.]

1881. SPENGEL (J.-W.). *Oligognathus Bonelliæ* eine schmarotzende Eunice. [*Mitth. der Zool. St. von Neapel, Bd* III, *p.* 15-52, *pl.* II-IV.]

1882. GOETTE (A.). Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1 Heft : Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. I. [*Leipzig, verl. Leopold Voss,* 104 *p.,* 6 *pl.*]

—82. MEYER (ED.). Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus* (Clap.). [*Arch. f. Mikr. Anat., Bd.* XXI, *p.* 769-823, *pl.* XXXII-XXXIII.]

—82. SALENSKY (W.). Etudes sur le développement des Annélides. 1 et 2. [*Arch. de Biologie, t.* III, *p.* 344-378, *pl.* XIV-XV, *et p.* 560-604, *pl.* XXIII-XXVII.]

1883. FISCHER (W.). Ueber *Capitella capitata.* Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Histologie der Anneliden. [*Zoologischer Anzeiger, Jahrg.* VI, *p.* 271-273.]

—83. KALLENBACH (E.). Ueber *Polynoe cirrata* (O. Fr. Mllr.). Ein Beitrag zur Kenntniss der Fauna der Kieler Bucht. [*Inaug. Dissertation, Universität Iena. Eisenach, Hofbuchdruckerei,* 33 *p.,* 1 *pl.*]

—83. LEVINSEN (G.-M.-R.). Systematisk-Geografisk Oversigt over de Norske Annulata, Gephyrea, Chaetognathi og Balanoglossi. Forste Halvdel. [*Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Foren.,* (1882), *p.* 160-251, *pl.* VII.]

—83. SALENSKY (W.) Etudes sur le développement des Annélides. 3 à 5. [*Archives de Biologie, t.* IV, *p.* 142-264, *pl.* IV-IX.]

1884. DRASCHE (R. v.). Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten. I Heft. Entwicklung von *Pomatoceros triqueter* L. [*Wien. Verl. v. Gerolds Sohn,* 10 *p.,* 3 *pl.*]

—84. FRAIPONT (J.). Recherches sur le système nerveux central et périphérique des Archiannélides (*Protodrilus et Polygordius*) et du *Saccocirrus papillocercus.* [*Archives de Biologie, t.* V, *p.* 243-304, *pl.* XI-XV.]

—84. JOURDAN (ET.). Le cerveau de l'*Eunice Harassi* et ses rapports avec l'hypoderme. [*C. R. Ac. des sc., Paris, t.* XCVIII, *p.* 1292-1294.]

—84. LANGERHANS (P.). Die Wurmfauna von Madeira. IVr Theil. [*Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd.* XL, *p.* 247-285, *pl.* XV-XXII.]

—84. LEVINSEN (G.-M.-R.). Systematisk-Geographisk Oversigt over de Norske Annulata, Gephyrea, Chaetognatha og Balanoglossi. Anden Halvdel.

[*Vidensk. Meddel. fra den natur. Foren.* (1883), *p.* 92-350, *pl.* II-III.]

1885. MAC-INTOSH (W.). Report on the Annelida Polychæta collected by H. M. S. Challenger, etc. [*Report on the scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873-76.* Zoology, *V.* XII, 554 *p.*, 94 *pl.*]

—85. PRUVOT (G.). Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides polychètes. [*Arch. de zool. exp. et gén.*, (*sér.* 2), *t.* III, *p.* 211-336, *pl.* XI-XVI.]

1886. HISS (W.). Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. [*Abh. d. math. phys. Kl. der Kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch.*, *Bd.* XIII, *p.* 479-514, I *pl.*]

—86. HORST (R.). Contributions towards the knowledge of the Annelida Polychæta. I Amphinomidæ. [*Notes from the Leyden Museum, V.* VIII, *p.* 157-174, *pl.* VII-VIII.]

—86. KLEINENBERG (N.). Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorynchus.* Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychæten. [*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, *Bd.* XLIV, *p.* 1-227, *pl.* I-XVI.]

—86. SEDGWICK (A.). The Development of the Cape Species of *Peripatus.* [*Quart. Journ. of Mikr. Science* (new series), *V.* XXVI, *p.* 175-212, *pl.* XII-XIV.]

—86. VIGUIER (C.). Études sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger. II. Recherches sur les Annélides pélagiques. [*Arch. de zool. exp. et gén.* (*sér.* 2), *t.* IV, *p.* 347-442, *pl.* XXI-XXVII.]

1887. EHLERS (E.). Report on the Annelida. Reports on the Results of dredging... in the U. S. Coast Survey Steamer « Blake ». [*Mem. of the Mus. of Comp. Zoology at Harvard College, V.* XV, 335 *p.*, 60 *pl.*]

—87. EISIG (H.). Capitelliden. [*Fauna und Flora des golfes von Neapel und der Angrenzenden meeres-Abschnitte. XVI*[e] *Monographie,* 906 *p.*, 37 *pl.*]

—87. FRAIPONT (S.). Le genre *Polygordius.* [*Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der Angrenzenden meeres-Abschnitte. XIV*[e] *Monographie,* 125 *p.*, 16 *pl.*]

—87. JOURDAN (ET.). Études histologiques sur deux espèces du genre *Eunice.* [*Ann. des sc. nat.* (*sér.* 7), *t.* II, *p.* 239-304, *pl.* XII-XVI.]

—87. KÜKENTHAL (W.). Ueber das Nervensystem der Opheliaceen. [*Jenaische Zeitschrift f. Naturw.*, *Bd.* XX, *p.* 511-580, *pl.* XXII-XXIV.]

—87. MEYER (ED.). Studien über den Körperbau der Anneliden. I à III. [*Mitth. der Zool. St. Neapel, Bd.* VII, *p.* 592-741, *pl.* XXII-XXVII.]

—87. ROHDE (E.). Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychaeten. [*Zoologische Beiträge, herausg. v. D*[r] *A. Schneider, Bd.* II, *p.* 1-81, *pl.* I-VII.]

—87. SALENSKY (W.). Etudes sur le développement des Annélides. Deuxième

partie. Conclusions et Réflexions. [*Archives de Biologie*, *t.* VI (1885), *p.* 589-654, *pl.* XXIV.]

1888. Graff (L. v.). Die Anneliden-Gattung *Spinther*. [*Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd.* XLVI, *p.* 1-66, *pl.* I-IX.]

—88. Lang (A.). Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere und über den Ursprung der ungeschlechtliechen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung. [*Iéna, Fischer*, 166 *p.*]

—88. Meyer (Ed.). Studien über den Körperbau des Anneliden. IV. [*Mitth. der Zool. St. Neapel, Bd.* VIII, *p.* 462-662, *pl.* XXIII-XXV.]

1889. Claus (C.). Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers. [*Arb. aus. den. Zool. Inst. d. Univ. Wien und der Zool. St. in Triest*, *Bd.* VIII, *p.* 313-326.]

—89. Haller (B.) Beiträge zur Kenntniss der Textur des Central-nervensystems höherer Würmer. [*Arb. aus dem Zool. Inst. d. Univ. Wien und der Zool. St. in Triest.*, *Bd.* VIII, *p.* 175-312, *pl.* XVI-XX.]

1890. Meyer (Ed.). Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesodermes. [*Biologisches Centralblatt, Bd.* X, *p.* 296-308.]

—90 *a*. Meyer (Ed.). Ueber die morphologische Bedeutung der borstentragenden « Fühlercirren » von *Tomopteris*. [*Biologisches Centralblatt, Bd.* X, *p.* 506-507.]

1891. Hatschek (B.). Lehrbuch der Zoologie. Eine morphologische Uebersicht des Thierreiches zur Einführung in das Studium dieser Wiessenschaft. Dritte Lieferung. [*Iena, Verl, v. G. Fischer,* 127 *p.*]

—91. Pruvot (G.). Sur la régénération des parties amputées comparée à la stolonisation normale chez les « Syllidés ». [*Ass. française pour l'avancement des Sc.*, *Congrès de Limoges*, 1890, 6 *p.*]

—91. Soulier (A.). Etudes sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette (sécrétion du tube et appareil digestif). [*Montpellier, Imprimerie Serre et Ricome*, 310 *p.*, 10 *pl.*]

—91. Waldeyer (W.). Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. [*Leipzig, Verl. G. Thieme*, 64 *p.* Extr. de *Deutsche med. Wochenschr.*, *n*os 44 *et s.*]

1892. Andrews (E. A.). On the Eyes of Polychaetous Annelids. [*Journ. of Morphology, V.* VII, *p.* 169-122, *pl.* IX-XII.]

—92. Ehlers (E.). Die Gehörorgane der Arenicolen. [*Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd.* LIII, *supl.*, *p.* 217-285, *pl.* XI-XIV.]

—92. Jourdan (E.). Etude sur les épithéliums sensitifs de quelques Vers annelés. [*Ann. des sc. nat.* (*sér.* 7), *t.* XIII, *p.* 227-250, *pl.* V-VI.]

—92. Lenhossèk (M. v.). Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei *Lumbricus*. [*Arch. f. Micr. Anat.*, *Bd.* XXXIV, *p.* 102-136, *pl.* V.]

1892. Wawrzik (E.). Ueber das Stützgewebe des Nervensystems der Chaetopoden. [*Zoologische Beiträge, herausg. v. Dr A. Schneider, Bd.* III, *p.* 107-127, *pl.* XIV-XIX.]

—92. Wilson (E.-B.). The Cell-lineage of *Nereis.* A contribution to the Cytogeny of the Annelid Body. [*Journ. of Morphology, V.* IV, *p.* 361-480, *pl.* XIII-XX.]

—92. Wistinghausen (C. v.). Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerili.* Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Polychaeten. Erster Theil. [*Mitth. der Zool. St. von Neapel, Bd.* X, *p.* 41-74, *pl.* VI-VII.]

1893. Dogiel (A.-S.). Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältnis ihres Achsencylinder-Nerven-Fortsatzes zu den Protoplasma-fortsätzen(Dendriten). [*Archiv.f. Mikr. Anat., Bd.* XLI, *p.* 62-87, *pl.* IX-X.]

—93. Hatschek (B.). System der Anneliden, ein vorläufiger Bericht. [*Lotos, Bd.* XIII (1892), *p.* 123-126.]

—93. Malaquin (A.). Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. [*Lille, Danel,* 477 *p.*, 14 pl., extrait des *Mém. de la Soc. des sciences et arts de Lille.*]

1894. Golgi (C.). Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems. Traduit par R. Teuscher. [*Iena,* 272 *p.*, 30 *pl.*]

—94. Häcker (V.). Die Entwicklung der Polynöe-Larve. [*Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ont., Bd.* VIII, *p.* 245-288, *pl.* XIV-XVII.]

—94. Hofmann (C. K.). Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. [*Anatomischer Anzeiger, t.* IX, *p.* 638-653.]

—94. Mac-Intosh (W.-C.). A Contribution to our Knowledge of the Annelida. — On some Points in the Structure of Euphrosyne. — On certain young Stages of *Magelona* and on Claparede's unknown Larval *Spio.* [*Quart. Journ. of Micr. Sc.* (new series), *V.* XXXVI, *p.* 53-76, *pl.* VI-VII.]

—94. Racovitza (E.-G.). Sur le lobe céphalique des *Euphrosyne.* [*C. R. Ac. Sc. Paris, t.* CXIX, *p.* 1226-1228.]

—94. Saint-Joseph (Baron de). Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Troisième partie. [*Ann. des Sc. nat.* (*sér.* 7), *t.* XVII, *p.* 1-395, *pl.* I-XIII.]

1895. Ehlers (E.). Compte rendu analytique du travail de Racovitza (94). [*Zoologisches Centralblatt, t.* II, *p.* 26-27.]

—95. Haller (B.). Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. [*Morphologisches Jahrbuch, Bd.* XXIII, *p.* 21-122, *pl.* I-VII.]

—95. Langdon (F.-A.). The Sense-organs of *Lumbricus agricola* Hoffm. [*Journ. of Morphology, V.* XI, *p.* 193-234, *pl.* XIII-XIV.]

1895. Lenhossèk (M.-v.). Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Zweite Auflage. [*Berlin, Fischer's Medicin Buchhandlung H. Kornfeld*, 409 *p.*, 6 *pl.*]

—95. Pflücke (M.). Zur Kenntniss des Feineren Baues der Nervenzellen bei Wirbellosen. [*Zeitschr. f. Wiss. Zoologie, Bd.* LX, *p.* 500-542, *pl.* XXVII.]

—95. Pruvot (G.) et Racovitza (E.-G.). Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls. Première partie. [*Arch. de zool. exp. et gén.* (*sér.* 3), *t.* III, *p.* 339-492, *pl.* XV-XX.]

—95. Racovitza (E.-G.). Sur le rôle des Amibocytes chez les Annélides polychètes. [*C. R. Ac. Sc. Paris*, *t.* CXX, *p.* 464-467.]

—95. Retzius (G.). 2. Zur Kenntniss der Gehirnganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychaeten. [*Biologische Untersuchungen, Neue Folge*, VII (1895), *p.* 6-11, *pl.* II et III.]

—95. Rohde (E). Ganglienzelle, Axencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. [*Arch. für mikrosk. Anat.*, *t.* LIV. *p.* 387-412, *pl.* XXIV.]

EXPLICATION DES PLANCHES.

(Toutes les figures ont été établies au moyen de la chambre claire Abbe. Les grossissements ont été obtenus au moyen des objectifs apochromatiques 16,8 et 4 mm., de l'immersion homogène : 2 mm. Apert. 1,40 de Zeiss, et de l'immersion pantachromatique : 2 mm. de Leitz, avec les oculaires compensateurs nos 2 et 4 de Zeiss.)

Lettres communes à toutes les figures :

A i, antenne impaire.
A e, antenne externe.
A lv, alvéole épidermique.
B, bouche.
Bs, basale.
b.Plq, bord de la plaque céphalique des Maldaniens.
C, encéphale.
Ca, cerveau antérieur.
Cm, cerveau moyen.
Cp, cerveau postérieur.
Ch. g, chaîne ganglionnaire ventrale.
Cntf, connectif.
Cl. gl, cellule glandulaire.
Cl.m, cellule migratrice.
Cl.n.ep, cellule nerveuse épidermique.
Cl.n.ep°, cellule nerveuse épidermique sans prolongements.
Cl.n.ep¹, cellule nerveuse épidermique unipolaire.
Cl.n.ep², cellule nerveuse épidermique bipolaire.
Cl.n.ep³, cellule nerveuse épidermique tripolaire.
Cl.n.g, cellule nerveuse ganglionnaire.
Cl.pr, cellule péritonéale.
Cl.s, cellule de soutien.
Cl.v, cellule ciliée ou vibratile.
Cu, cuticule.
Cu.b, couche de bâtonnets de la cuticule d'*Euphrosyne*.
Cr.Prd, cirre parapodial.
cr. OrgN, crête de l'organe nucal des Maldaniens.
D, cavité générale.
D. Lc, cavité générale du lobe céphalique.
D.OrgN, cavité générale de l'organe nucal.
Dp, cavité générale du palpe.
Ep, épiderme.
Fm.Mc, fibre musculaire des muscles circulaires.
Fm.Mn, fibre musculaire des muscles nucaux.
Fm.Mo, fibre musculaire des muscles obliques.
G A, ganglion antennaire.
G P, ganglion palpaire.
Goe.a, ganglion optique antérieur.
Goe.p, ganglion optique postérieur.
Gl.ep, glandes épidermiques.
Gl.n, glandes de l'organe nucal.
Gl.P, glandes du palpe.
I, tube digestif.
kb, extrémité basale des cellules épidermiques.
kc, extrémité cuticulaire des cellules épidermiques.
Lc, lobe céphalique.
Lc.i, région inférieure du lobe céphalique d'*Eurythoe*.
Lc.s, région supérieure du lobe céphalique d'*Eurythoe*.
M, muscles.
Mc, muscles circulaires.
Ml, muscles longitudinaux.
Mn, muscles nucaux.

Mo, muscles obliques.
Mtr, muscles de la trompe.
Nae, nerf des antennes externes.
Nai. nerf de l'antenne impaire.
Nn, nerf nucal.
Nn.i, nerf nucal inférieur.
Nn.s, nerf nucal supérieur.
Noe.a, nerf des yeux antérieurs.
Noe.p, nerf des yeux postérieurs.
Np, nerf du palpe.
N.kb, nerf formé par les extrémités basales des cellules nerveuses épidermiques.
N.kc, nerf formé par les extrémités cuticulaires des cellules nerveuses épidermiques.
nu, noyau.
nu.gl, noyau des cellules glandulaires.
Oe, œil.
Oe.a, œil antérieur.
Oe.p, œil postérieur.
OrgN, organe nucal.
OrgN.ll, lobe latéral de l'organe nucal.
OrgN.lm, lobe moyen de l'organe nucal.
P, palpe.
Per, péritoine.
Plq, plaque céphalique des Maldaniens.
Prd, parapode.
P.st, stylode du palpe.
pl, plateau des cellules ciliées.
pg, pigment.
Sb.p, substance ponctuée.
S.OrgN, sillon de l'organe nucal des Maldaniens.
T, cirre tentaculaire.
Ta, région tendineuse des muscles nucaux.
Tr, trompe.
U, névroglie.
V, cils vibratiles.
Vb, bandes ou gouttières ciliées.
Vs, vaisseau.
Y, limite approximative entre la région palpaire et la région sincipitale.
Z, limite approximative entre la région sincipitale et la région nucale.

PLANCHE I.

EURYTHOE cf. BOREALIS Sars.

FIG. 1. Extrémité antérieure d'un jeune ayant vingt-quatre segments, vue du côté dorsal. Dessinée sur le vivant. Gr. 54 d.

Lc.s, portion supérieure du lobe céphalique. *Lc.i*, portion inférieure du lobe céphalique. *OrgN.ll.*, lobe latéral de l'organe nucal. *OrgN.lm.*, lobe moyen de l'organe nucal. *I* à *IV*, les quatre premiers segments de l'animal.

2. La même, vue du côté ventral. Dessinée sur le vivant. Gr. 54 d.

Mêmes lettres que pour la figure 1.

3. Extrémité antérieure d'un autre échantillon plus âgé (30 segments), vue de profil. Dessinée sur le vivant. Gr. 54 d.

Mêmes lettres que pour la figure 1.

Tr.l, région lisse de la trompe. *Tr.p*, région plissée de la trompe. L'animal avait violemment projeté sa trompe au moment où il a été plongé dans l'anesthésique, aussi le dessin de cet organe ne doit pas représenter l'état normal d'extrovasion. *I* à *V*, les cinq premiers segments de l'animal.

4 à 6. Trois coupes sagittales à travers le lobe céphalique de l'échantillon dessiné dans la figure 1. Ces coupes sont choisies dans la même série, mais ne sont pas consécutives. Épaisseur de la coupe : 1/75 millimètre. Gr. 108 d.

Méthode. — Fixation au sublimé acétique, double coloration au carmin aluné et à l'éosine.

Mêmes lettres que pour la figure 1.

Fig. 4. Coupe passant à travers l'antenne externe (*Ae*), l'œil antérieur (*Oe.a.*) et postérieur (*Oe.p.*), et intéressant le bord du lobe latéral de l'organe nucal (*OrgN.*). Elle permet de voir l'indépendance du cerveau antérieur (*Ca.*), du cerveau postérieur (*Cp.*), et des deux ganglions optiques (*Goe. a.* et *Goe. p.*). On voit aussi le nerf palpaire (*Np.*) se fusionner avec la substance ponctuée du cerveau antérieur.

5. Coupe passant entre l'antenne externe et l'antenne impaire; la moitié gauche du cerveau antérieur (*Ca*) est fusionnée avec le cerveau moyen (*Cm*) qui communique aussi avec la moitié gauche du cerveau postérieur (*Cp*). Le nerf nucal (*Nn*) pénètre dans la substance ponctuée du cerveau moyen et effectue son parcours sous l'organe nucal (*OrgN*), dont une plus grande région a été intéressée par la coupe.

6. Coupe passant par le plan sagittal médian de l'antenne impaire (*Ai*) et du lobe médian de l'organe nucal (*OrgN*). Elle montre la région médiane du cerveau moyen (*Cm*) avec le nerf de l'antenne impaire (*Nai*), et, en même temps, les muscles de l'organe nucal formant un dissépiment dans le plan sagittal (*Mo*) et un autre dans le plan horizontal (*Ml*).

EUPHROSYNE AUDOUINI M. Edw.

Fig. 7. Extrémité antérieure d'un jeune individu, vue du côté dorsal. Dessin fait d'après le vivant. Gr. 54 d.

Les soies n'ont pas été représentées pour ne pas compliquer la figure et le flanc gauche a été supposé enlevé. *OrgN.lm*, lobe moyen de l'organe nucal (caroncule). *OrgN. ll*, lobe latéral de l'organe nucal. *I* à *IV*, les quatre premiers segments de l'animal.

8. Lobe céphalique d'un autre exemplaire, vu de profil. Dessin fait sur le vivant. Gr. 54 d.

Les flancs ont été supposés enlevés, par des coupes longitudinales, pour permettre la vue complète du lobe céphalique caché par les parapodes des premiers segments

Les gouttières ciliées (*Vb.*) ont été figurées comme des traînées blanches pour la commodité du dessin.

Mêmes lettres que pour la figure 7.

9. Encéphale et extrémité antérieure de la chaîne ventrale, obtenus par la dissection. Gr. 22 d.

La trompe (*Tr*) est supposée coupée au ras du collier œsophagien ; la chaîne ganglionnaire (*Ch. g*) est vue dans sa position normale, mais l'encéphale a été rabattu en avant; aussi est-il vu par sa face postérieure. Les nerfs des antennes ne sont pas visibles à la suite de cette disposition, pas plus que les nerfs des yeux antérieurs. Cette figure est surtout destinée à montrer la grande indépendance des différents cerveaux, et les différences de volume de l'encéphale et de la chaîne ganglionnaire.

PLANCHE II.

EUPHROSYNE AUDOUINI (*suite*).

Fig. 10. Encéphale vu de profil, placé, avec les nerfs qui y aboutissent, dans le contour de l'extrémité antérieure. Gr. 54 d.

Cette figure a été obtenue au moyen de la dissection, puis corrigée et complétée par l'étude des coupes en séries. Elle est destinée à montrer les relations des nerfs avec les organes et les rapports réels de l'encéphale à l'intérieur du lobe céphalique.

Mêmes lettres que pour la figure 7.

Gl.P, masse glandulaire du palpe. *Vs*, vaisseau qui court à la surface de celle-ci. *pg*, pigment formant une calotte postérieure, aux cerveaux postérieurs (*Cp*) et moyen (*Cm*).

11 et 12. Deux coupes longitudinales du lobe céphalique, choisies dans la même série, mais non consécutives. Épaisseur de la coupe : 1/75 millimètre. Gr. 108 d.

Méthode (v. fig. 4 et 6).

Fig. 11. Coupe passant par le palpe (*P*), les yeux antérieurs (*Oe.a*), les yeux postérieurs (*Oe.p.*), et la moitié gauche de l'organe nucal (*OrgN*). Elle montre l'origine et le parcours des deux branches du nerf nucal (*Nn.s* et *Nn.i*), du nerf du palpe (*Np*) et enfin la structure et la disposition de la glande palpaire (*Gl.P*). Elle montre aussi l'indépendance du cerveau postérieur (*C.p*), et la distribution du pigment (*pg*) à l'intérieur des différents organes céphaliques. *I*, paroi supérieure du vestibule buccal. *X*, masse de cellules nerveuses épidermiques de petite taille, ressemblant exactement aux cellules qui forment les ganglions antennaires de certains Polychètes.

12. Coupe passant par le plan sagittal médian du lobe céphalique, de l'antenne impaire (*Ai*), et du lobe médian de l'organe nucal (*OrgN.lm*). Elle montre le parcours du nerf de l'antenne impaire (*Nai*), et la disposition des muscles nucaux (*Mn*) qui forment un dissépiment longitudinal dans l'organe nucal et se continuent avec les muscles obliques (*Mo*) qui vont s'insérer sur la paroi supérieure du vestibule buccal. *I*, plafond du vestibule buccal et plis divers de la trompe. *Gl. n*, région glandulaire de l'organe nucal, formée par des cellules glandulaires enchâssées dans un réseau de cellules de soutien. La direction des cellules glandulaires étant oblique par rapport au plan de la coupe, ces éléments ont été coupés en travers, ce qui donne à la coupe de cette région l'aspect qui a été reproduit sur la figure. *Gl.s*, masse formée par des cellules glandulaires de la paroi des plis de la trompe.

Fig. 13 et 14. Deux coupes transversales de l'organe nucal passant par le milieu de l'organe.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 13. Figure d'ensemble de la coupe transversale de la caroncule. Épaisseur de la coupe : 1/75 millimètre. Gr. 108 d.

Cette figure est destinée à montrer que les trois lobes de l'organe nucal

ne sont que des plis épidermiques. On voit aussi la disposition des bandes ciliées (*Vb*), des quatre branches du nerf nucal (*Nn. s* et *Nn. i*), et la disposition des muscles nucaux (*Mn*) et circulaires (*Mc*).

Fig. 14. Région supérieure de la moitié droite du lobe médian de la caroncule, fortement grossie. Épaisseur de la coupe : 1/100 millimètre. Gr. 620 d.

Cette coupe est destinée à montrer la disposition des différents éléments cellulaires à l'intérieur de la paroi caronculaire ; elle permet de voir la membrane basale (*Bs*) et ses relations avec les extrémités basales des cellules de soutien (*Cl. s*).

Fig. 15. Fragment d'une coupe transversale de l'organe nucal, représentant la paroi épidermique à l'endroit où se manifeste le pli qui sépare le lobe moyen du lobe latéral gauche. Épaisseur de la coupe : 1/300 millimètre. Gr. 880 d.

Méthode. — Fixation à la liqueur de Flemming (solution faible) pendant quarante-huit heures. Coloration à la safranine à l'alcool pendant vingt-quatre heures.

Cette figure est destinée à montrer la disposition réelle des cellules nerveuses épidermiques et des cellules de soutien, et les rapports des connexions basales (*kb*) et cuticulaires (*kc*) de ces éléments. $Cl.n.ep^0$, cellule nerveuse épidermique sans prolongement apparent. $Cl.n.ep^1$, cellule nerveuse épidermique unipolaire. $Cl.n.ep^2$, cellule nerveuse épidermique bipolaire. $Cl.n.ep^3$, cellule nerveuse épidermique tripolaire. *N.kc*, nerf formé par les prolongements constituant la connexion cuticulaire des cellules nerveuses épidermiques ; *N.kb*, nerf formé par les prolongements constituant la connexion basale de ces éléments.

16. Fragment d'une coupe longitudinale passant par le plan sagittal médian de la caroncule et représentant des fibres musculaires obliques (*Fm. Mo*), et leur continuation, les fibres des muscles nucaux (*Fm. Mn*), traversés par les fibres des muscles circulaires (*Fm. Mc*). Épaisseur de la coupe : 1/150 millimètre. Gr. 880 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette figure est destinée à montrer les formations tendineuses (*Ta*), produites par le frottement du dissépiment formé par les muscles circulaires (*Fm. Mc*), sur le dissépiment formé par les muscles obliques (*Fm. Mo* et *Fm. Mn*). *nu*, noyaux des fibres musculaires.

17. Fragment d'une coupe longitudinale du cerveau postérieur. Épaisseur de la coupe : 1/150 millimètre. Gross. 880 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette figure, représentant une coupe relativement épaisse, est destinée à montrer que, sur ces sortes de coupes, le réseau névroglique (*U*) paraît très régulier et à mailles complètes. On voit aussi la disposition du pigment (*pg*) et la membrane péritonéale (*Cl.pr.*) formant l'enveloppe la plus externe du cerveau. *Cl. n. g'*, cellule nerveuse ganglionnaire commençant à être envahie par le pigment.

PLANCHE III.

EUPHROSYNE AUDOUINI (*Suite*).

Fig. 18 à 20. Fragments de coupes transversales de la paroi de l'organe nucal. Épaisseur des coupes : 1/300 millimètre. Gr. 880 d.

Méthode (v. fig. 15).

Fig. 18. Région médiane de la paroi épidermique, prise dans la moitié supérieure du lobe médian, intéressante par la forme et le nombre des cellules nerveuses épidermiques. Elle montre aussi le corps cellulaire, très étiré, des cellules de soutien (*Cl.s*). Les deux flèches (*Cu* et *Bs*) indiquent la direction de ces parties filamenteuses par rapport à la cuticule et à la basale. Cette coupe montre aussi les différentes formes des cellules épidermiques et la direction de leurs prolongements dont le sens est indiqué par deux flèches : l'une (*Vb*) indiquant la direction des bandes ciliées, l'autre (*Nn.s*), la direction de la branche supérieure du nerf nucal.

Mêmes lettres que pour la figure 15.

*Cl.n.ep*ˣ, grandes cellules nerveuses épidermiques à plasma très granuleux.

19. Ce fragment de coupe provient aussi du lobe médian, mais est pris dans la région externe de la paroi épidermique, dans celle qui touche à la cuticule. Il montre que l'extrémité cuticulaire (*kc*) des cellules nerveuses épidermiques pénètre entre les cellules de soutien (*Cl.s*), et arrive probablement jusqu'à la cuticule (*Cu*).

20. Paroi de l'organe nucal à l'endroit des bandes vibratiles. Cette figure est destinée à montrer les rapports et la forme des cellules ciliées (*Cl.v*).

Fig. 21. Fragment de coupe longitudinale, passant par le plan sagittal médian du lobe moyen de la caroncule et montrant la disposition du tissu musculaire nucal. Épaisseur de la coupe : 1/150 millimètre. Gr. 440 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette figure montre la forme et la disposition des fibres musculaires (*Fm. Mn*) du dissépiment formé par les muscles nucaux. Elle montre aussi la manière dont les filaments terminaux s'insèrent sur la basale (*Bs*). La paroi épidermique, qui vient au-dessus de la basale, n'a été que partiellement représentée par les régions basales des cellules. Comme la coupe est sagittale médiane, elle a intéressé la région des glandes nucales ; aussi peut-on voir les régions basales des cellules glandulaires (*Gl.n*) entre les bases des cellules de soutien (*Cl. s*). *nu. gl*, noyaux des cellules glandulaires. *Fm. Mn'*, grande cellule musculaire pourvue de plusieurs filaments terminaux.

SPINTHER MINIACEUS Grube.

Fig. 22. Extrémité antérieure d'un adulte, vue par sa face dorsale et dessinée sur le vivant. Gr. 15 d.

I à *IV*, les quatre premiers segments somatiques. *La.d*, lame parapodiale dorsale. *Ai*, appendice impair dorsal.

FIG. 23. Extrémité antérieure du même, vue par sa face ventrale et dessinée sur le vivant. Gr. 15 d.

I à *III*, les trois premiers segments somatiques. *La.d*, lame parapodiale dorsale.

24. Coupe longitudinale passant par le plan sagittal médian de l'extrémité antérieure d'un adulte. Épaisseur de la coupe : 1/75 millimètre. Gr. 74 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe est destinée à montrer les rapports de l'encéphale (*C*), du vestibule buccal et de la trompe (*Tr*). Elle montre aussi la disposition des mouchets vibratiles (*Vf*) sur la face dorsale de l'extrémité antérieure. *Mtr*, muscles de la trompe. *I*, intestin.

25. Coupe transversale de l'extrémité antérieure, passant au niveau des yeux postérieurs. Épaisseur de la coupe : 1/75 millimètre. Gr. 74 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe est destinée à montrer la structure de l'appendice (*Ai*), qui correspond dans sa partie distale à l'antenne impaire des *Eurythoe* et dans sa partie proximale à la région de l'aire sincipitale comprise entre les quatre yeux de cette dernière. *Fs. Mo*, faisceau de muscles obliques qui pénètrent dans la cavité de cette pseudo-antenne pour se diviser en fibrilles (*Fm. Mo*) constituant le soi-disant tissu conjonctif des auteurs. *Cntf*, origine des connectifs. *I*, paroi supérieure du vestibule buccal. *Tr*, trompe.

26. Fragment d'une coupe longitudinale de l'extrémité antérieure, passant par un mouchet vibratile. Épaisseur de la coupe : 1/150 millimètre. Gr. 580 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette figure est destinée à montrer la forme et la disposition des cellules vibratiles (*Cl.v*) et des cellules de soutien (*Cl.s*).

CHRYSOPETALUM DEBILE (Grube).

FIG. 27. Extrémité antérieure d'un adulte, vue par sa face dorsale. Les palées ont été enlevées pour rendre plus claire cette figure, dessinée d'après le vivant. Gr. 108 d.

I à *V*, les cinq premiers segments somatiques. T^1 et T^3, les cirres tentaculaires dorsaux, T^2 et T^4, les cirres tentaculaires ventraux, des deux premiers segments somatiques. *Vb*, bande vibratile équatoriale de l'organe nucal. *Vb'*, bande vibratile s'étendant transversalement sur le lobe céphalique.

PLANCHE IV.

CHRYSOPETALUM DEBILE (*suite*).

FIG. 28. Extrémité antérieure d'un adulte, vue par sa face ventrale et dessinée sur le vivant. Gr. 108 d.

Mêmes lettres que pour la figure 27. *Q*, sorte de lèvre appartenant au cinquième segment somatique et recouvrant la bouche.

Fig. 29 et 30. Deux coupes longitudinales du lobe céphalique d'un adulte, non consécutives, mais provenant de la même série. Épaisseur des coupes : 1/100 millimètre. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 29. Coupe passant par le palpe (*P*), l'antenne externe (*Ae*), les yeux antérieurs (*Oe.a*) et postérieurs (*Oe.p*), intéressant aussi un des hémisphères de l'organe nucal (*OrgN*). Cette coupe montre nettement la position du ganglion palpaire (*G P*) et du ganglion antennaire (*G A*).

30. Coupe passant par le plan sagittal médian de la lèvre (*Q*), de l'antenne impaire (*Ai*), et de l'organe nucal (*OrgN*). On voit bien, sur cette figure, que l'organe nucal n'est qu'une évagination de l'épiderme et que la cavité générale céphalique communique avec la cavité de l'organe par l'intermédiaire de son pédoncule.

Fig. 31. Coupe horizontale de l'extrémité antérieure d'un adulte. Epaisseur de la coupe : 1/150 millimètre. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe passe au niveau du ganglion palpaire (*G P*), entre les palpes et les antennes externes. Elle intéresse les deux parapodes du troisième segment (*Prd*). *s*, soie.

32. Coupe transversale du lobe céphalique d'un adulte. Epaisseur de la coupe : 1/100 millimètre. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe passe dans le plan de la bande ciliée équatoriale (*V*) de l'organe nucal. Elle montre le parcours du nerf nucal (*Nn*), et sa pénétration dans le cerveau par le pédoncule de l'organe nucal.

33. Coupe sagittale médiane de l'organe nucal, vue à un fort grossissement. Epaisseur de la coupe : 1/150 millimètre. Gr. 580 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette figure est destinée à montrer la disposition des éléments glandulaires (*Cl.gl*) et des éléments vibratiles (*Cl.v*) dans la paroi de l'organe nucal. *Cl.v'*, coupes à différents niveaux, transversales, et obliques de cellules vibratiles. Ces cellules, qui sont rangées suivant le plan équatorial à leur extrémité cuticulaire, remplissent au moyen de leur extrémité basale toute la cavité cœlomique. On conçoit donc comment une coupe perpendiculaire au plan équatorial a l'aspect représenté dans la figure.

34. Fragments de coupes transversales de l'organe nucal. Epaisseur de la coupe : 1/300 millimètre. Gr. 580 d.

Méthode (v. fig. 15).

A. Fragment d'une coupe passant par la bande équatoriale vibratile. Cette figure montre l'aspect des cellules ciliées (*Cl.v*) et la position des corps fortement colorés (*h*), dont sont pourvues toutes ces cellules.

B. Coupe transversale de trois cellules glandulaires de l'organe nucal montrant des balles de mucus (*h'*), très ressemblantes aux corpuscules fortement colorés (*h*) de la figure *A*.

C. Coupe transversale d'une cellule ciliée dans la région du corpuscule coloré (*h*).

NEREIS DUMERILLI Aud. et Edw.

FIG. 35 et 36. Deux coupes longitudinales du lobe céphalique d'un jeune, non consécutives, mais appartenant à la même série. Epaisseur de la coupe : 1/100 millimètre. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 35. Cette coupe passe obliquement à travers la base du palpe (*P*), normalement à travers les ganglions et vésicules optiques antérieurs (*Oe.a.*) et postérieurs (*Oe.p*), et obliquement par l'organe nucal (*OrgN*). *Cl.gl*, cellule glandulaire formant des amas dans la base du palpe. *r*, pli formé par le bord antérieur dorsal du premier segment, protégeant l'organe nucal lorsque le lobe céphalique est rétracté.

36. Cette coupe intéresse la base du palpe (*P*), l'antenne externe (*Ae*), l'œil postérieur (*Oe.p*), et passe à peu près au milieu de l'organe nucal (*OrgN*). Elle montre la disposition du ganglion palpaire (*GP*) et antennaire (*GA*), et les connexions de l'organe nucal (*OrgN*) avec le cerveau postérieur (*Cp*). *Goe.a*, cellules du ganglion optique antérieur se fusionnant avec les cellules du cerveau moyen (*Cm*).

FIG. 37 et 38. Deux moitiés de coupes horizontales du lobe céphalique d'un jeune, non consécutives, mais appartenant à la même série. Epaisseur de la coupe : 1/100 millimètre. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 37. Cette coupe passe par l'œil antérieur (*Oe.a*), et par la région inférieure de l'organe nucal (*OrgN*). Elle intéresse la région médiane de l'encéphale, et montre l'origine et le parcours du nerf antennaire (*Nae*). *Mo*, muscles obliques, coupés en travers.

38. Cette coupe passe plus bas, à travers la base des antennes (*Ae*). Elle montre la disposition du ganglion palpaire (*GP*) et des fibres qui en partent pour former le nerf palpaire (*Np*) du côté antérieur. On peut voir aussi le parcours extracérébral du nerf antennaire (*Nae*) et l'amas des cellules glandulaires (*Gl.ep*), situé entre les bases des antennes.

FIG. 39. Moitié d'une coupe transversale du lobe céphalique d'un adulte. Épaisseur de la coupe : 1/100 millimètre. Gr. 150 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Cette coupe passe en avant des yeux. Elle montre les rapports du ganglion palpaire (*GP*), du ganglion antennaire (*GA*) et du nerf antennaire (*Nae*). On voit aussi la séparation, profonde à ce niveau, des deux moitiés de l'encéphale, et le parcours du tractus musculaire (*M*).

PLANCHE V.

CLYMENE LOMBRICOIDES Milne Edwards.

FIG. 40. Extrémité antérieure d'un adulte, vue de profil, et dessinée sur le vivant. Gr. 8,8 d.

b.Plq, bord de la plaque céphalique. *I* à *III*, les trois premiers segments somatiques.

41. Plaque céphalique du même, vue d'en haut, et dessinée sur le vivant. Gr. 8,8 d.

S.OrgN, sillon de l'organe nucal. *cr.OrgN*, crête médiane séparant les deux sillons de l'organe nucal.

FIG. 42 à 44. Trois coupes du lobe céphalique, vues à un faible grossissement. Épaisseur de la coupe : 1/50 millimètre. Gr. 15 d.

Méthode (v. fig. 4 à 6).

Fig. 42. Coupe transversale passant par l'extrémité antérieure des sillons nucaux (*s.OrgN*). A cet endroit, la crête de l'organe nucal (*cr.OrgN*) est séparée en deux par un sillon profond. On remarque la position de l'encéphale (*C*) et du nerf nucal (*Nn*) qui en part.

43. Coupe longitudinale passant dans le plan d'un des sillons de l'organe nucal. Cette coupe montre l'aspect de l'encéphale (*C*), le très gros nerf nucal qui en part (*Nn*), et qui suit le sillon nucal dans toute sa longueur. *I*, plis formés par les parois de la trompe invaginée.

44. Cette coupe horizontale passe en dessous de l'origine des nerfs nucaux, et en dessous de l'organe nucal, à travers le palpode (*P*). Elle montre l'origine des connectifs (*Cntf*), la position de l'encéphale (*C*), et celle des nerfs palpaires (*Np*). *D*, cavité générale du palpode. *I*, prolongement dorsal du vestibule buccal. *Vs*, vaisseau.

FIG. 45. Coupe transversale de la plaque céphalique, passant dans la moitié postérieure des sillons nucaux. Épaisseur de la coupe : 1/100 millimètre. Gr., 74 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette coupe est destinée à montrer les dispositions des sillons et de la crête (*cr.OrgN*) de l'organe nucal, ainsi que la disposition respective des éléments glandulaires (*Cl. gl*), sensitifs (*Cl. v*), nerveux (*Cl. n. ep*), et de soutien, dans la paroi épidermique (*Ep*) qui forme l'organe nucal. *pg*, pigment apporté par les cellules migratrices. *M* et *M'*, muscles coupés dans divers sens.

46. Coupe transversale du fond du sillon de l'organe nucal. Épaisseur de la coupe : 1/300 millimètre. Gr., 290 d.

Méthode. Fixation à l'acide osmique à 1/100 pendant vingt-quatre heures. Coloration à la safranine à l'alcool pendant quarante-huit heures.

Cette coupe est destinée à montrer les relations des divers éléments qui entrent dans la composition de la paroi épidermique formant le fond du sillon nucal. *Cl. n. ep*, cellules nerveuses épidermiques, situées entre

les cellules vibratiles (*Cl.v*), pourvues de leur extrémité cuticulaire (*kc*) et basale (*kb*). *Cl. n. ep'*, cellules nerveuses épidermiques, très peu développées, situées entre les cellules de soutien (*Cl. s*). *Nn*, l'une des branches du nerf nucal.

Fig. 47. Fragment de coupe transversale du bord de la plaque céphalique. Épaisseur de la coupe : 1/300 millimètre. Gr. 290 d.

Méthode (v. fig. 46).

Cette coupe montre la disposition des éléments cellulaires dans les deux feuillets de la paroi épidermique qui forment le bord de la plaque céphalique, et fait voir en même temps la structure du tissu intermédiaire (*M*), dont la nature musculaire est bien nette, qui sépare les deux feuillets. *Alv*, alvéole vide, produite par l'évacuation du contenu des cellules glandulaires.

CLYMENE OERSTEDI Grube.

Fig. 48. Coupe longitudinale médiane du lobe céphalique. Épaisseur de la coupe : 1/300 millimètre. Gr. 290 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette coupe montre la communication intime des éléments de l'encéphale avec les éléments épidermiques, et fait bien voir le passage des cellules nerveuses épidermiques (*Cl. n. ep*) aux cellules nerveuses ganglionnaires (*Cl. n. g*). Le péritoine (*Per*) et la membrane basale (*Bs*) limitent, du côté de la cavité générale, aussi bien l'épiderme que l'encéphale (*C*). *Oe*, ocelle.

49. Fragment d'une coupe longitudinale, passant un peu en dehors de l'endroit où le nerf nucal se fusionne avec la substance ponctuée de l'encéphale. Épaisseur de la coupe : 1/300 millimètre. Gr. 580 d.

Méthode (v. fig. 15).

Cette coupe montre aussi l'union intime des éléments de l'encéphale avec les éléments de l'épiderme et fait voir la disposition des cellules nerveuses ganglionnaires (*Cl. n. g*). On voit que l'encéphale, comme le nerf (*Nn*), est en dedans de la basale (*Bs*), et l'on peut observer la différence d'aspect de la substance ponctuée (*Sb.p*) dans l'encéphale et dans le nerf nucal (*Nn*). *D.Lc*, cavité générale du lobe céphalique. *U*, névroglie.

LEIOCEPHALUS LEIOPYGOS (Grube).

Fig. 50. Extrémité antérieure d'un adulte, vue par la face dorsale, avec la distribution du pigment qui donne sa couleur à l'animal. Dessin fait sur le vivant. Gr. 15 d.

I et *II*, les deux premiers segments du corps.

51. Coupe transversale de l'extrémité antérieure passant dans la moitié postérieure des sillons nucaux. Épaisseur de la coupe : 1/150 millimètre. Gr. 74 d.

Méthode. Fixation à la liqueur de Flemming (solution faible), vingt-quatre heures ; coloration au hemalaun de P. Meyer.

Cette coupe montre la forme du sillon (*S. OrgN*) et de la crête (*cr. OrgN*) de l'organe nucal, la distribution des éléments dans la paroi qui le constitue, et la situation des différents faisceaux du nerf nucal (*Nn*). *Oe*, ocelle. *pg*, pigment qui se trouve dans la région des cellules vibratiles.

PETALOPROCTUS SPATULATUS (Grube).

FIG. 52. Extrémité antérieure d'un individu adulte, vue de profil, avec la distribution du pigment qui colore l'animal. Dessin fait sur le vivant. Gr. 10,6 d.

I et *II*, les deux premiers segments du corps. *J*, sorte de crête élevée qui parcourt la ligne médiane dorsale du premier segment.

53. Extrémité antérieure du même, vue par sa face dorsale. Dessin fait sur le vivant. Gr. 10,6 d.

I à *III*, les trois premiers segments du corps. *J*, v. fig. précédente.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DES NAGEOIRES PAIRES

DU

CYCLOPTERUS LUMPUS, L.

PAR

FRÉDÉRIC GUITEL

Maître de conférences à la Faculté des sciences de Rennes.

AVANT-PROPOS.

Les recherches que je publie aujourd'hui ont été faites, de 1890 à 1892, sur des embryons récoltés à Roscoff; mais, obligé alors par mes fonctions d'être à Banyuls-sur-Mer au moment même de la ponte des Cycloptères, j'ai dû me faire expédier au laboratoire Arago les œufs de ces animaux.

Ce long voyage fut toujours supporté d'autant mieux que les œufs étaient pris plus jeunes, et j'ai pu obtenir à Banyuls de nombreux embryons éclos dans d'excellentes conditions de viabilité. Malheureusement, la difficulté de fournir à ces alevins une nourriture appropriée en assez grande abondance, a toujours entraîné parmi eux une très grande mortalité.

Les Cycloptères ne sont pas abondants à Roscoff. Il est rare qu'on réussisse à en capturer plus de sept ou huit pendant les quelques mois qu'ils viennent passer à la côte à l'époque de la reproduction. Leurs pontes sont également très rares, ce qui fait qu'on ne peut

que difficilement s'en procurer de très jeunes. Chaque ponte consiste en une masse d'œufs considérable, logée entre deux pierres ou fixée autour d'une tige d'algue qui la traverse complètement. Toutes celles qui ont été trouvées étaient gardées par un mâle, probablement celui qui en avait fécondé les œufs. Les mâles se distinguent des femelles par leur taille plus petite et par la teinte rose de leur face ventrale.

Grâce à l'intelligent et dévoué gardien du laboratoire de Roscoff, Charles Marty, j'ai pu avoir à Banyuls une première série d'œufs de Cycloptère, pendant les mois d'avril et mai 1890 ; malheureusement, ces œufs ayant été fixés d'une manière défectueuse, n'ont pu me donner que des résultats très insuffisants. En mars, avril et mai 1892, plusieurs pontes ayant été récoltées de nouveau, j'ai pu obtenir de meilleures fixations qui m'ont permis de découvrir l'existence des bourgeons musculaires des nageoires paires.

Cependant, bien des points très importants n'ont pu encore être élucidés ; aussi, ne me suis-je décidé à publier les quelques résultats obtenus, qu'en raison du peu de faits actuellement connus sur le développement des membres des Téléostéens et surtout à cause de la difficulté qu'il y a à se procurer les œufs du Cycloptère à des stades convenables.

Mes recherches ont été poursuivies tour à tour dans les deux stations de Banyuls-sur-Mer et de Roscoff, et je remercie vivement mon illustre maître, M. de Lacaze-Duthiers, de la libéralité avec laquelle il a mis à ma disposition toutes les ressources que trouvent les zoologistes dans ses deux laboratoires.

I

TECHNIQUE.

La *coque* ou *membrane vitelline* de l'œuf est sphérique ; elle a $2^{mm},5$ de diamètre et $0^{mm},05$ d'épaisseur, tandis que le diamètre de la masse vitelline qu'elle contient n'est que de 2 millimètres. Les œufs adhè-

rent tous les uns aux autres par leur coque et celle-ci se déprime en facettes circulaires à ses points de contact avec les autres œufs.

Le mode de fixation qui m'a donné les meilleurs résultats est le suivant :

Acide picro-sulfurique mélangé de 10 pour 100 d'acide acétique cristallisable : 15 minutes.

Acide picro-sulfurique pur : 45 minutes.

Aux stades encore jeunes, les œufs étaient fixés avec leur coque ; mais à partir du moment où la partie postérieure des embryons se détachait du vitellus, il était indispensable d'extraire ceux-ci de leur coque avant de les fixer, car, en mourant dans l'œuf, ils recourbent fortement leur queue sur le côté, ce qui amène une déformation considérable de leur corps souvent accompagnée de ruptures dans l'épaisseur des tissus.

L'épaisseur de la coque et sa rigidité la rendent fort difficile à séparer de l'œuf sans léser l'embryon, aussi bien quand on s'adresse à des œufs déjà fixés et durcis, que lorsqu'on a affaire à des embryons vivants chez lesquels l'enveloppe du vitellus est encore très mince. Heureusement, cette circonstance est largement compensée par le grand diamètre de l'œuf qui facilite beaucoup les manipulations.

Les embryons une fois fixés et débarrassés de l'excès de liquide fixateur par un lavage prolongé dans l'alcool à 60 degrés, étaient séparés de leur vitellus.

Le procédé de fixation décrit plus haut a l'avantage de solidifier le vitellus en une seule masse dont la consistance rappelle celle du cartilage et de le contracter, de telle sorte que dans l'œuf fixé il n'adhère plus que très faiblement à l'embryon. Cette circonstance permet de l'extirper assez facilement sans trop maltraiter ce dernier

Les colorations ont toujours été faites en masse par le carmin aluné.

Deux procédés différents ont été employés pour l'étude des embryons :

1°) Le montage *en totalité* dans le baume du Canada.

2°) Les coupes transversales et longitudinales en série.

Le montage en totalité m'a été d'un très grand secours et m'a permis d'obtenir des vues d'ensemble que n'auraient jamais pu me donner les reconstitutions tirées des séries de coupes. Les embryons, après un court séjour dans le carmin à l'alun (30 minutes ou 1 heure suivant les cas), étaient soigneusement lavés à l'eau distillée, déshydratés par le passage dans les alcools de plus en plus forts, puis, au sortir de l'alcool absolu, éclaircis dans l'essence de girofles et montés dans le baume du Canada. Tous les dessins des planches VI et VII ont été faits d'après des embryons préparés par ce procédé.

II

DÉVELOPPEMENT DE LA PECTORALE ET DE LA VENTRALE.

Dans ce chapitre, après avoir défini chaque stade par une description de quelques lignes, je décris successivement : la *forme extérieure des nageoires paires* de l'embryon, leurs *rapports de position*, la manière dont se comportent leurs *bourgeons musculaires* et, enfin, leur *structure anatomique*.

Cette méthode ayant quelquefois le désavantage de disperser des faits qui demanderaient à être rapprochés, pour obvier à cet inconvénient j'ai fait suivre l'exposé analytique, dont je viens de parler, de quelques considérations synthétiques sur les questions les plus importantes du développement des membres.

Le premier stade décrit ici précède l'apparition des nageoires paires.

Stade I. — L'embryon (fig. 1) ne compte que 14 segments primordiaux. L'organe olfactif n'est encore qu'un faible épaississement non invaginé de l'ectoderme. La rétine (*r*) commence à s'invaginer, et le cristallin (*c*) se présente comme un épaississement ectodermique à peine concave. La vésicule auditive (*va*) est complètement détachée de l'ectoderme.

Avant d'aller plus loin, je dois faire une remarque ayant trait à la numération des segments.

Dans les jeunes stades, il est souvent très difficile de fixer avec certitude le point précis où finit la tête et où commence le thorax ; en d'autres termes, la limite antérieure du premier segment primordial est, dans bien des cas, extrêmement indistincte, même chez des embryons comptant déjà 30 segments. Ce n'est que lorsque ceux-ci en possèdent environ 35, que le premier d'entre eux devient moins difficile à délimiter en avant.

Lorsque la limite antérieure du premier segment était invisible sur les embryons, je ne l'ai pas indiquée dans mes figures ; malgré cela, dans ces cas, les segments ont été comptés comme si le premier eût été nettement circonscrit. La nature et les rapports de la région située en avant du premier segment bien limité ne permettent pas d'adopter une autre manière de voir, surtout lorsque l'on compare entre eux, à ce point de vue, les embryons des différents stades.

Je reviens à la description de l'embryon du stade I.

En arrière de la vésicule auditive et de chaque côté de la partie axiale de l'embryon, on aperçoit une zone opaque, atténuée en pointe en avant et d'autant plus large qu'on la considère plus postérieurement (*a*). Cette zone, plus opaque sur son bord interne que sur son bord externe, est très nettement limitée en dehors dans sa partie antérieure ; mais cette limite devient de moins en moins distincte à mesure qu'on la considère de plus en plus postérieurement.

Les coupes donnent la signification de ces apparences.

La figure 27 représente une coupe transversale passant par le milieu du quatrième segment primordial d'un embryon du stade I. De chaque côté de l'axe nerveux (*m*) et de la corde dorsale (*c*) se trouve une masse cellulaire qui représente le segment primordial (*sp*). En dehors de ce segment, se voit une aire à contour grossièrement losangique, fendue vers sa partie médiane. On reconnaît là la somatopleure (*st*) et la splanchnopleure (*sn*), séparées par le cœlome (*cm*).

La partie inférieure de la coupe est formée par l'endoderme (*e*),

qui n'a pas encore donné naissance à l'intestin. Enfin, entre la corde, les segments primordiaux, l'endoderme et l'ensemble des deux feuillets mésodermiques, se trouve la masse cellulaire intermédiaire (*mi*).

Les deux feuillets du mésoderme qui font fortement saillie sur les côtés, en dehors des segments primordiaux, donnent naissance aux appendices en forme d'ailes qu'on aperçoit sur l'embryon représenté figure 1. Quand on examine la série des coupes transversales pratiquées dans cet embryon, on constate que les deux feuillets mésodermiques diminuent graduellement d'épaisseur d'avant en arrière et, en même temps, qu'ils s'étendent de plus en plus dans le sens latéral. Ces faits donnent l'explication de l'apparence que présentent les deux ailes de l'embryon vu dans son ensemble.

A une hauteur correspondant au neuvième ou au dixième segment, le cœlome n'existe pas encore et l'aile opaque de l'embryon n'est constituée que par une seule masse de tissu mésodermique non encore divisée en somatopleure et en splanchnopleure.

Il n'existe pas encore d'épaississement *limité* de la somatopleure correspondant au rudiment de la pectorale ; mais nous venons de voir que ce feuillet a sa plus grande épaisseur au niveau des premiers segments primordiaux ; c'est dans cette région qu'apparaîtra bientôt le rudiment en question.

La figure 1 représente l'embryon vu au travers de l'ectoderme, qui a été coupé tout autour de ce dernier pour l'isoler du vitellus.

Ce feuillet ne présente aucune différence d'épaisseur au niveau de la partie de la somatopleure destinée à devenir le rudiment de la pectorale.

Stade II. — L'embryon (fig. 2) a maintenant 22 segments primordiaux. Les capsules olfactives (*ol*) sont déjà fortement invaginées. La rétine (*e*) est profondément excavée, et le cristallin (*c*), qui a acquis la forme sphérique, est encore relié à l'ectoderme par un épais tractus. La région céphalique de l'embryon s'est considé-

rablement agrandie, surtout dans sa partie antérieure ; sa région caudale n'est pas encore détachée du vitellus.

Comme l'indique la figure 2, les ailes formées par la splanchnopleure et la somatopleure se sont notablement élargies (*a*). De plus, un changement important s'est opéré dans leur épaisseur, car leur partie située à la hauteur des cinq premiers segments primordiaux est devenue notablement plus opaque.

Cette région plus opaque est la première indication d'un rudiment de nageoire pectorale (*ep*). Elle affecte la forme d'un angle aigu à sommet antérieur nettement limité en dehors par une ligne un peu sinueuse et appliquée en dedans contre les cinq premiers segments primordiaux. Postérieurement, son épaisseur va en diminuant, mais d'une manière progressive, de sorte qu'il est impossible de lui tracer une limite précise. Au delà du cinquième segment, les ailes mésodermiques se poursuivent sans rien présenter de remarquable.

A ce stade reculé du développement on peut déjà voir la partie inférieure des segments primordiaux émettre du côté externe une saillie arrondie qui se traduit sur les embryons vus en totalité par un croissant surajouté en dehors à celui que forme le contour externe du segment. Cette saillie constitue la *partie ventrale* du segment primordial dont l'extrémité distale se détachera plus tard pour former un bourgeon musculaire.

La partie ventrale des segments primordiaux n'a pas été représentée sur l'embryon dessiné figure 2, parce qu'à ce stade elle est en partie masquée par l'ébauche de la ligne latérale (*ll*).

Les coupes confirment les indications fournies par l'étude des embryons entiers. La figure 29 représente une coupe transversale passant par la fin du troisième ou le commencement du quatrième segment primordial d'un embryon du même âge que celui auquel se rapporte la figure 2.

Les feuillets mésodermiques sont notablement plus développés qu'au stade précédent.

Le rudiment de la nageoire pectorale se présente comme une lame

épaisse de 30 μ (*ep*) en continuité par son bord externe avec la splanchnopleure (*sn*) qui, dans cette région, s'est considérablement amincie et n'a plus que 4 μ. Le tube intestinal endodermique est fermé (*i*) et la splanchnopleure commence à revêtir sa face latérale. La fente cœlomique (*cm*) n'est largement ouverte qu'au niveau de l'intestin. La coupe ne passe pas par le néphrostome ; celui-ci se trouve à quelque distance en arrière dans le cinquième segment primordial.

Le segment primordial laisse déjà distinguer nettement le myotome (*my*) et le sclérotome (*sc*). Vers sa partie inférieure et externe, il présente une protubérance uniquement composée de tissu cellulaire embryonnaire, dont le bord libre est arrondi et qui est étroitement appliquée en dehors contre le rudiment somatopleurique de la pectorale ; c'est la *partie ventrale* du segment primordial (*pv*).

La figure 30 représente une coupe transversale passant par le milieu du sixième segment primordial, c'est-à-dire à $0^{mm},16$ en arrière de la précédente.

Cette coupe n'intéresse que la partie tout à fait postérieure du rudiment somatopleurique de la pectorale ; aussi celui-ci n'est-il épais que de 8 μ.

La partie ventrale du sixième segment est séparée du rudiment de la pectorale par un espace angulaire assez considérable.

L'ectoderme qui recouvre le rudiment de la pectorale est légèrement épaissi, comme le montre la figure 29 (*ec*) ; mais, au niveau où passe la coupe de la figure 30, il n'y a plus trace de cet épaississement.

L'embryon à 22 segments primordiaux a été pris comme type du stade II parce que ses caractères sont bien définis ; mais on retrouve les mêmes caractères presque aussi nettement accusés chez l'embryon n'ayant encore que 19 segments.

A cette étape du développement, l'épaississement correspondant au rudiment de la pectorale est déjà visible sur les embryons observés en totalité. Il en est de même des parties ventrales des segments

qui viennent seulement de faire leur apparition et qu'on arrive assez facilement à distinguer sur l'embryon entier lorsqu'il se présente un peu de côté.

La figure 28 représente une coupe transversale passant par le milieu du cinquième segment d'un embryon à 19 segments.

Le rudiment somatopleurique de la pectorale est dès maintenant bien caractérisé (*ep*), son épaisseur est environ le double de celle que présente la partie de la splanchnopleure qui lui est accolée.

L'ectoderme (*ec*) ne présente encore aucune trace d'épaississement dans les points où il recouvre l'ébauche de la pectorale ; l'épaississement de la somatopleure précède donc celui de l'ectoderme, mais seulement de quelques heures, puisque ce dernier existe déjà chez l'embryon pourvu de 22 segments primordiaux[1].

La coupe passe par le néphrostome (*nt*).

Le segment primordial est déjà divisé en sclérotome (*sc*) et en myotome (*my*) et sa partie ventrale ne consiste encore qu'en un gros mamelon situé à sa base et s'appuyant en dehors contre le rudiment de la pectorale (*pv*).

En résumé[2], les embryons pourvus de 22 segments primordiaux nous montrent le rudiment de la pectorale constitué par un épaississement somatopleurique peu considérable, affectant la forme d'un triangle dont la limite postérieure est indistincte. Ce rudiment est situé sur le côté externe des cinq premiers segments ; la partie de l'ectoderme qui le recouvre est légèrement épaissie.

Les parties ventrales des segments primordiaux sont déjà indiquées comme de très courts mamelons arrondis.

Stade III. — L'embryon possède 26 segments primordiaux, son extrémité caudale est détachée du vitellus sur une longueur d'envi-

[1] Il n'y a que vingt-quatre heures de différence entre l'embryon à 14 segments (stade I) et l'embryon à 22 segments (stade II), par conséquent bien peu d'intervalle entre ce dernier et l'embryon à 19 segments.

[2] Figures 2, 28, 29 et 30.

ron 0mm,55 et la partie détachée contient 9 à 10 segments. Le cristallin est complètement détaché de l'ectoderme (fig. 3).

Dans l'embryon du stade II, les ailes situées de chaque côté de sa partie axiale mesuraient 0mm,19 au niveau du cinquième segment; maintenant, dans la même région, elles ont 0mm,26; leur largeur a donc beaucoup augmenté. De plus, au lieu d'être, comme aux stades précédents, constituées par la somatopleure et la splanchnopleure, elles ne sont plus formées, sauf peut-être dans leur partie tout à fait proximale, que par la somatopleure.

Nous avons vu qu'au stade II la pectorale est représentée par un rudiment angulaire à peu près d'égale épaisseur partout, dont le bord externe est bien tranché et dont la limite postérieure très mal définie se trouve à peu près à la hauteur du cinquième segment.

Au stade que nous décrivons, le rudiment somatopleurique de la pectorale a toujours un contour général de même forme et de mêmes dimensions que précédemment, mais sa limite externe, au lieu d'être restée constituée par une ligne franchement marquée, est maintenant aussi vague que sa limite postérieure ; les coupes nous donneront l'explication de cette particularité. Un autre caractère très important est l'augmentation considérable d'épaisseur qu'a subi le rudiment de la pectorale (*ep*); cette augmentation se traduit par une opacité plus grande de ce rudiment qui, malgré le peu de précision de ses limites, est maintenant beaucoup mieux circonscrit qu'au stade précédent.

En arrière de l'ébauche de la pectorale, les ailes que forme la somatopleure ne présentent rien de particulier, car on ne peut encore apercevoir aucune trace de ce qui sera l'ébauche de la nageoire ventrale; il en est de même pour l'ectoderme qui ne laisse encore distinguer aucun épaississement au-dessus de la région où apparaîtra bientôt cette dernière.

Les parties ventrales des segments sont maintenant plus faciles à voir que dans les embryons à 19 et 22 segments, car leur saillie dans le sens latéral a un peu augmenté ; cependant, les premières sont

toujours fort difficiles à découvrir, car elles sont étroitement appliquées contre le rudiment somatopleurique de la pectorale, ce qui rend leur contour extrêmement indistinct.

Dans l'embryon qui a été dessiné figure 9, on ne distinguait pas les parties ventrales des deux premiers segments ; mais ce fait n'est général que pour le premier. Par contre, celles des segments 3, 4 et 5 ont pu être dessinées sans trop de difficultés, malgré la présence du rudiment somatopleural (*ep*) de la pectorale ; cependant la netteté de leur contour a été, à dessein, notablement augmentée.

Au delà du cinquième segment (sp_5), les parties ventrales sont beaucoup plus faciles à étudier. A partir du septième, au lieu d'avoir leur plan de symétrie perpendiculaire à celui du corps de l'embryon, elles sont dirigées en arrière ; mais nous verrons bientôt que lorsqu'elles s'allongent leur partie distale prend une direction perpendiculaire à la ligne médiane dorsale de l'embryon.

Sur une coupe transversale passant par le cinquième segment (fig. 31), on constate que l'ébauche de la pectorale (*ep*) s'est considérablement épaissie. C'est maintenant une grosse masse de tissu embryonnaire, à face inférieure aplatie et à face supérieure convexe dont la plus grande épaisseur est de 65 μ, c'est-à-dire plus du double de ce qu'elle était dans l'embryon à 22 segments. Cette masse, à partir de la région où elle atteint son maximum d'épaisseur, va en s'amincissant dans toutes les directions, mais beaucoup moins vite en avant qu'en arrière et sur les côtés.

L'épaississement constituant le rudiment n'intéresse pas la somatopleure dans toute sa largeur, et la coupe transversale, dont nous parlons, montre que celle-ci se continue du côté distal sous la forme d'une lame cellulaire très mince ayant jusqu'à 1 millimètre de largeur (*a*, fig. 31). C'est cette lame mince qui, sur les embryons entiers, forme l'étroite bande transparente limitant en dehors le rudiment de la pectorale (fig. 9, *a*).

Sur la coupe transversale, dont il est question en ce moment, on voit le rudiment somatopleurique se continuer avec le néphrostome

(*nt*), qui n'est intéressé ici que dans sa partie tout à fait antérieure et qui se trouve lui-même en continuité avec la partie de la splanchnopleure tapissant la face latérale de l'intestin endodermique.

Sous l'action des réactifs, la partie latérale de l'embryon a subi une flexion assez considérable vers le haut. Il en est résulté que les parties ventrales des segments primordiaux (*pv*) se sont trouvées fortement comprimées par le rudiment somatopleural de la pectorale, et, comme il y a la plus grande analogie entre les éléments cellulaires de ces deux organes, il m'a été souvent fort difficile de tracer leur véritable limite séparative.

A la hauteur du sixième segment, le renflement de la somatopleure représentant l'ébauche de la pectorale a disparu. Il en résulte que la partie ventrale de ce segment est beaucoup plus facile à observer que celles des segments qui le précèdent dans la série. C'est un volumineux mamelon de tissu embryonnaire, situé au-dessus du canal segmentaire et compris entre le segment primordial, d'une part, et la somatopleure, de l'autre [1].

Dans les segments suivants, les parties ventrales sont encore très peu saillantes à ce stade ; mais, dans les stades ultérieurs, nous les verrons s'allonger énormément pour aller atteindre le rudiment de la ventrale.

La partie de l'ectoderme qui recouvre le rudiment somatopleurique de la pectorale s'est considérablement épaissie et mesure maintenant de 13 à 17 μ ; c'est, à peu près, le double de l'épaisseur qu'elle avait au stade précédent (*ec*, fig. 31).

En résumé [2], dans l'embryon à 26 segments, le rudiment somatopleural de la pectorale est beaucoup plus épais et, par suite, beau-

[1] La coupe transversale passant par le sixième segment de l'embryon du stade III n'a pas été figurée, mais on se représentera assez exactement la disposition de la partie ventrale de ce segment en considérant la figure 29 qui reproduit une coupe transversale passant par le quatrième segment de l'embryon du stade II.

[2] Figures 3, 9 et 31.

coup plus net qu'au stade précédent, tout en manquant de limites précises.

Les parties ventrales des segments se présentent comme des mamelons peu saillants, visibles sur la face externe de ces derniers. Celles des segments 2 à 5 sont peu saillantes et en rapport avec l'ébauche de la pectorale ; les suivantes font une saillie plus considérable et sont légèrement obliques d'avant en arrière et de dedans en dehors.

Stade IV. — Les segments primordiaux de l'embryon sont maintenant au nombre de 31 à 33 ; 17 à 18 de ces segments constituent l'extrémité caudale, libre de toute adhérence avec le vitellus.

D'importants changements caractérisent le stade qui va nous occuper. Le rudiment somatopleurique de la pectorale a subi un accroissement très notable dans le sens dorso-ventral. Cet accroissement, marqué surtout vers le centre du rudiment, a donné naissance en ce point à une zone beaucoup plus opaque que le reste de l'organe qui, sur les embryons examinés en totalité, prend la forme d'un noyau oval, situé au niveau des troisième, quatrième et cinquième segments primordiaux (fig. 4, *p*). Le grand axe de ce noyau est parallèle au plan de symétrie de l'embryon, et sa ligne de faîte est occupée par un bourrelet ectodermique peu saillant qu'on ne peut étudier d'une manière satisfaisante que sur les coupes transversales, mais qui se voit déjà sur les embryons entiers, comme on peut en juger par la figure 4 (*be*).

Du côté externe, le rudiment de la pectorale est aussi mal limité et ne s'étend pas beaucoup plus loin qu'au stade précédent. Postérieurement, une formation nouvelle est apparue. En effet, l'ébauche de la pectorale, au lieu de se terminer vers le niveau du cinquième segment primordial comme c'était le cas chez l'embryon à 26 segments primordiaux, se prolonge maintenant, sous la forme d'un épaississement encore très peu marqué, jusque vers le huitième ou même le neuvième segment.

La figure 1 (ci-dessous) montre les particularités que présente ce nouvel épaississement somatopleural. Il consiste en une bande (*v*) large d'environ 0^{mm},14 dont l'axe longitudinal, parallèle au plan de symétrie de l'embryon, se trouve à très peu près sur le prolongement postérieur de celui du rudiment de la pectorale (*p*), que nous avons vu être également parallèle au plan de symétrie du Poisson. Dans sa région postérieure, cette bande est contiguë au bord distal des parties ventrales des septième, huitième et neuvième segments primordiaux (7 à 9); mais sa région antérieure ne rejoint le rudiment de la pectorale qu'après s'être légèrement incurvée en dehors. Il résulte de ce fait l'existence d'un espace relativement transparent, situé au niveau du sixième segment primordial et dû à l'extrême minceur de la somatopleure en ce point.

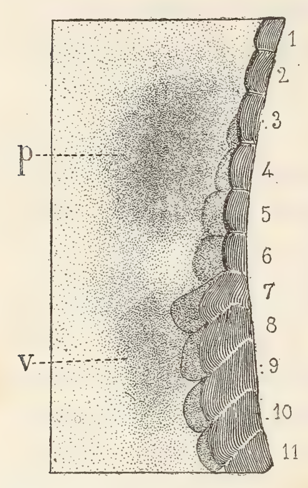


Fig. 1. — Moitié gauche de la région thoracique d'un embryon de *Cyclopterus lumpus* L., pourvu de 32 segments primordiaux (stade IV) (× 80).

1 à 11, les onze premiers segment primordiaux ; le premier n'émet pas de partie ventrale et la partie ventrale du second n'était pas visible ; mais celles des segments suivants sont bien nettes ; *p*, *v*, rudiments somatopleuraux de la pectorale et de la ventrale.

L'épaississement dont je viens de donner la description succincte n'est autre chose que le rudiment de la *nageoire ventrale.*

Il est extrêmement remarquable de voir la ventrale du Cycloptère naître à un stade aussi reculé du développement, car le cas paraît être tout à fait exceptionnel[1]. J'aurai l'occasion de revenir sur cette particularité en comparant le Cycloptère à quelques autres Téléostéens et en particulier à un représentant de la même famille, le *Liparis.*

Voyons maintenant, sur l'embryon entier, comment se comportent

[1] Il n'y a qu'environ quarante-huit heures d'intervalle entre le stade II (fig. 2) et le stade IV (fig. 4), c'est-à-dire entre le moment de l'apparition des pectorales et celui de l'apparition des ventrales.

les parties ventrales des segments qui, bientôt, donneront naissance à des bourgeons musculaires.

La figure 1 (p. 358) nous les montre nettement, sauf cependant celles des deux premiers segments [1]. Celles des troisième, quatrième, cinquième et sixième segments sont d'autant plus longues qu'elles sont plus postérieures. Cette inégalité n'existait pas encore dans l'embryon à 26 segments, représenté figure 9.

La partie ventrale du sixième segment, actuellement plus longue que toutes les précédentes, se trouve en rapport par son bord distal avec une aire transparente correspondant à une partie plus mince de la somatopleure dont il a déjà été parlé. Nous verrons bientôt que le bourgeon musculaire issu de ce segment reste constamment moins développé que ceux des segments suivants.

Les parties ventrales des segments qui viennent ensuite sont un peu plus saillantes qu'au stade précédent. Elles présentent une particularité qu'on soupçonne déjà chez l'embryon à 26 segments ; leur direction est oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors.

Un embryon, seulement un peu plus âgé que le précédent, permet de constater l'apparition de quelques changements très importants.

Les parties ventrales de tous les segments ont augmenté de longueur; celles du deuxième, du troisième, du quatrième et du cinquième pénètrent dans l'ébauche de la pectorale et, comme cette dernière est déjà très épaisse, le contour des prolongements appartenant aux myotomes y devient extrêmement difficile à suivre. Cette circonstance m'a empêché de dessiner ces prolongements sur les embryons entiers.

Heureusement, les coupes horizontales permettent de résoudre la question. Celle qui est représentée figure 41, montre à droite la corde dorsale (*c*), séparée des myotomes (my_2 à my_6) par les sclérotomes (*sc*). A gauche se trouve l'ébauche somatopleurale de

[1] La partie ventrale du deuxième segment est souvent trop peu saillante pour être vue à ce stade sur les embryons entiers. Quant au premier segment, son myotome est dépourvu de partie ventrale et par suite de bourgeon musculaire.

la pectorale (*ep*), coiffée par son revêtement ectodermique (*ec*). La coupe intéresse les parties ventrales des deuxième, troisième, quatrième et cinquième segments (pv_2 à pv_5) ; elle montre que chacune d'elles a donné naissance à un bourgeon musculaire (bm_2 à bm_5), par séparation de son extrémité distale ; le premier segment est dépourvu de bourgeon musculaire et même de partie ventrale ; il n'a, d'ailleurs, pas été représenté sur la figure 41.

Les quatre bourgeons musculaires ont encore une forme très ramassée, et si l'on considère l'ensemble formé dans chaque segment par le myotome et son bourgeon, on constate qu'il est dirigé d'arrière en avant et de dedans en dehors. Le second myotome et son bourgeon sont entièrement situés en avant du rudiment de la pectorale.

Les embryons entiers, malgré la grande opacité qu'ils présentent dans la région de la pectorale, permettent de contrôler la direction postéro-antérieure des myotomes, mais ils manquent de la transparence nécessaire pour laisser apercevoir la limite séparative de ceux-ci et de leurs bourgeons.

L'obliquité d'arrière en avant, dont je viens de parler, ne peut pas encore être soupçonnée sur l'embryon dessiné figure 1 (p. 358), où les parties ventrales des segments 3, 4, 5 et 6 sont plutôt légèrement obliques d'avant en arrière.

Le myotome du sixième segment (my_6) est aussi représenté dans la figure 41, mais la coupe n'intéresse pas sa partie ventrale.

Au delà du cinquième segment, les parties ventrales des myotomes peuvent être étudiées sur les embryons entiers ; il n'y a à signaler au stade qui nous occupe que leur allongement.

Passons maintenant à l'étude des coupes transversales.

Le rudiment somatopleural (*ep*, fig. 32) de la pectorale s'est beaucoup accru, surtout dans le sens dorso-ventral ; il mesure maintenant jusqu'à 125 μ d'épaisseur et n'a plus la forme surbaissée que nous lui avions trouvée au stade précédent. Dans le sens transversal, l'accroissement a été beaucoup moindre.

L'ectoderme n'est pas plus épais que dans l'embryon à 26 segments, sauf cependant suivant la ligne de faîte du rudiment de la nageoire, où ses cellules se sont allongées de manière à donner naissance à un cordon épidermique (*be*) représentant la première ébauche d'un pli qui ne tardera pas à apparaître et qui, plus tard, constituera le bord libre de la pectorale.

La figure 32, dessinée d'après une coupe transversale passant par le quatrième segment d'un embryon au stade IV, montre le bourgeon musculaire (*bm*) de ce segment pénétrant dans la masse de tissu embryonnaire, qui constitue l'ébauche de la pectorale (*ep*). Il est légèrement renflé en massue à son extrémité libre et, quand on l'observe attentivement, on voit qu'un léger sillon transversal sépare son extrémité claviforme de la partie ventrale (*pv*) du myotome. C'est cette partie terminale, dès maintenant isolée du segment primordial, qui constitue le véritable bourgeon musculaire destiné à la pectorale. Sous la pression qu'exerce latéralement ce bourgeon, le rudiment de la pectorale se déprime et se creuse d'une légère concavité regardant l'axe de l'embryon.

Le rudiment somatopleural de la *nageoire ventrale* (fig. 33) a déjà 20 à 25 μ d'épaisseur maximum ; c'est une lame à grand axe longitudinal, tranchante sur ses bords interne, externe et postérieur, en continuité de substance, par son bord antérieur, avec l'ébauche de la pectorale.

L'ectoderme (*ec*), qui recouvre l'épaississement mésodermique dont je viens de parler, présente déjà une très légère augmentation d'épaisseur qui n'existait pas au stade précédent.

N'ayant pas pu fixer d'embryon possédant l'épaississement de la somatopleure sans avoir encore celui de l'ectoderme, je ne puis dire lequel des deux apparaît le premier ; mais l'épaisseur du rudiment somatopleural, relativement beaucoup plus grande que celle de l'ectoderme, autorise à penser qu'ici, comme pour la pectorale, l'apparition du rudiment mésodermique de la ventrale précède quelque peu celle de l'épaississement ectodermique qui lui correspond.

Les parties ventrales des segments destinées à fournir les bourgeons musculaires de la ventrale commencent à s'allonger notablement et sont maintenant en rapport, par leur face inférieure, avec la face supérieure de l'ébauche somatopleurale.

La figure 33, qui représente une coupe passant par le septième segment, permet de saisir les rapports de ces deux organes. Le futur bourgeon (*pv*) se présente comme le prolongement de l'angle inféro-externe du myotome (*my*), c'est-à-dire comme une prolifération de la couche épithéliale externe de ce dernier. Il passe exactement au-dessus du canal segmentaire (*cs*), puis il atteint la face supérieure de l'épaississement de la somatopleure (*ev*), qui, à ce stade, ne s'est pas encore éloigné de la face latérale de l'embryon.

En résumé[1], dans l'embryon pourvu de 32 segments primordiaux, l'ébauche somatopleurale de la pectorale est de forme elliptique et son épaisseur est à peu près égale à la moitié de sa largeur transversale.

L'ectoderme qui recouvre cette masse mésodermique présente un bourrelet plus épais occupant sa ligne de faîte. Ce bourrelet formera plus tard le bord libre de la nageoire.

Les extrémités distales des parties ventrales appartenant aux segments 2 à 5 sont devenues libres et ont donné naissance à quatre bourgeons musculaires arrondis. Le premier de ces bourgeons se trouve entièrement en avant du rudiment de la pectorale, les trois autres pénètrent dans sa substance.

L'ébauche de la ventrale a fait son apparition sous la forme d'un faible épaississement somatopleural en continuité de substance avec celui de la pectorale.

L'ectoderme qui recouvre cette ébauche présente déjà une petite augmentation d'épaisseur.

[1] Figures 4, 32, 33 et dans le texte figure 1 (p. 358).

Les parties ventrales des sixième, septième, huitième et neuvième myotomes se sont notablement allongées, leur bord distal est contigu à l'ébauche de la ventrale.

Les axes de symétrie longitudinaux des deux rudiments de nageoires paires sont sensiblement parallèles au plan de symétrie de l'embryon et situés à peu près à la même distance de ce plan.

Stade V. — L'embryon compte maintenant 35 segments primordiaux. Dans ce nombre, 23 constituent la partie caudale libre de toute adhérence avec le sac vitellin. Le pigment choroïdien est apparu. La couche qu'il forme, tout en étant encore d'une excessive minceur, donne déjà aux yeux une faible teinte grise visible sur les embryons entiers.

Je considère comme appartenant au même stade deux embryons d'âges un peu différents, que je décrirai successivement, car la forme la plus jeune constitue un intéressant intermédiaire entre la plus âgée et le stade précédent.

Dans le plus jeune des deux embryons auxquels je viens de faire allusion (fig. 10 et 12), l'ébauche de la pectorale (*p*) a déjà subi de notables changements. Le plus important consiste en ce que le bourrelet ectodermique qui, au stade précédent, lui formait une crête rectiligne, s'est beaucoup allongé et en même temps s'est courbé en un arc à convexité interne. La corde qui joint les deux extrémités de cet arc fait, dès à présent, avec la ligne médiane dorsale de l'embryon, un angle aigu à ouverture postérieure. Ces deux caractères, courbure de la crête ectodermique et inclinaison de sa corde sur l'axe de l'embryon, se manifestent très peu de temps après l'apparition de cette crête. On peut déjà constater leur existence lorsqu'elle ne mesure que $0^{mm},14$ de longueur.

Les bourgeons musculaires de la pectorale sont invisibles sur les embryons entiers ; les parties ventrales des quatrième et cinquième segments sont très saillantes et renferment maintenant de nombreuses fibres musculaires. Le néphrostome est situé dans le cin-

quième segment et se voit par transparence sous la partie ventrale de ce dernier (fig. 10 *nt*).

L'ébauche de la ventrale (*v*) s'est notablement accrue. C'est à présent un épaississement somatopleural présentant deux plans de symétrie, un longitudinal et l'autre transversal. Son contour est oval, mais absolument dépourvu de limite précise. Son petit axe est transversal et son grand axe longitudinal ; ce dernier n'est plus parallèle à la ligne médiane dorsale de l'embryon comme au stade précédent, il fait maintenant avec cette ligne un angle aigu à ouverture antérieure.

L'ébauche de la ventrale, telle que je viens de la décrire, est reliée à celle de la pectorale par un épaississement de la somatopleure affectant la forme d'un accent circonflexe à ouverture interne plus ou moins grande (fig. 10). Sa branche postérieure forme le prolongement antérieur de la ventrale et sa branche antérieure le prolongement postérieur de la pectorale.

Depuis le dernier stade, les parties ventrales des quatre segments, venant immédiatement après le cinquième, se sont considérablement allongées ; elles méritent une description détaillée.

Le myotome du sixième segment, comme d'ailleurs ceux des segments suivants, comporte deux parties : une interne, transversale, et l'autre externe, oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors (fig. 10 et 12).

Cette dernière se continue par une traînée cellulaire qui représente la partie ventrale du myotome (fig. 12, pv_6). Au lieu de se porter transversalement en dehors, elle décrit une courbe à concavité postérieure et son extrémité distale, légèrement atténuée, arrive jusqu'à l'extrémité antérieure de l'ébauche de la ventrale. Elle est d'ailleurs fortement rétrécie à sa naissance sur le myotome et semble prête à devenir libre de toute adhérence avec ce dernier pour constituer le premier bourgeon musculaire de la ventrale dépendant du sixième segment primordial.

La partie ventrale du septième segment (fig. 12, pv_7), au lieu

de se courber comme celle du précédent, se porte transversalement en dehors et atteint le rudiment de la ventrale un peu en arrière du point où aboutit le premier bourgeon. Son contour distal est très net; c'est aussi le cas pour la précédente.

Les parties ventrales des deux segments suivants (huitième et neuvième) se comportent de même que la précédente.

Nous avons vu que l'axe de la ventrale fait avec la ligne médiane dorsale de l'embryon un angle aigu à ouverture antérieure. Il résulte de ce fait que pour atteindre le rudiment de cette nageoire, les parties ventrales des sixième, septième, huitième et neuvième segments doivent s'allonger d'autant moins qu'elles sont plus postérieures (fig. 12, pv_6 à pv_9).

Les intervalles compris entre les quatre bandes épaissies que je viens de décrire apparaissent sur les embryons entiers comme des aires transparentes. Le premier, en raison de la courbure concave du premier bourgeon, est très grand, le second plus petit et le troisième encore plus réduit.

J'arrive maintenant à la description de l'embryon au second âge du stade V qui est représenté figure 5 (pl. VI) et fig. 2 (p. 366 du texte).

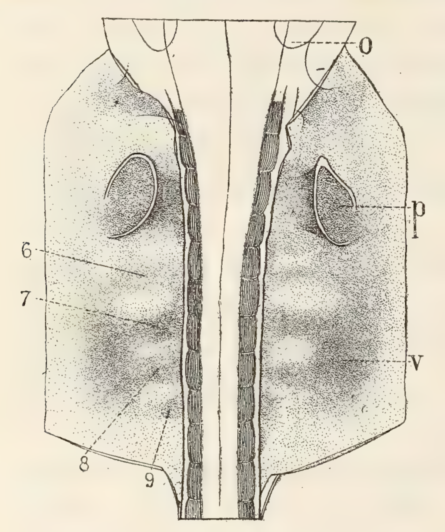
La pectorale (*p*) s'est encore épaissie, le bourrelet ectodermique qui forme sa crête s'est allongée et constitue maintenant un grand arc dont la partie tout à fait antérieure est presque parallèle à la ligne médiane dorsale de l'embryon, tandis que sa partie postérieure lui est perpendiculaire.

A l'heure actuelle, l'idée la plus simple qu'on puisse se faire de l'ébauche de la nageoire antérieure est celle qui consiste à la regarder comme une colline dont la ligne de faîte décrit une longue courbe à concavité externe.

Si l'on considère la figure 5, on voit que l'extrémité antérieure de la crête ectodermique des pectorales semble se recourber longuement en dehors et en arrière. Cette apparence n'est qu'une illusion due à la forme particulière qu'affecte la face externe du

rudiment somatopleurique de la nageoire. Cette face, en effet, présente deux pentes de valeurs différentes : une supérieure, très rapide surtout inférieurement, et une inférieure, beaucoup plus douce, se raccordant insensiblement avec la surface du vitellus.

Il résulte de cette disposition que l'ectoderme revêtant l'ébauche mésodermique de la pectorale se trouve vu par sa tranche suivant toute la longueur de l'intersection des deux pentes dont il vient d'être question.



Gig. 2. — Région thoracique d'un embryon de *Cyclopterus lumpus* pourvu de 35 segments primordiaux (stade V) [× 60].

6, partie ventrale du sixième segment rejoignant la région qui réunit entre elles les ébauches des deux nageoires paires ; 7, 8, parties ventrales des septième et huitième segments primordiaux rejoignant l'ébauche de la ventrale ; 9, partie ventrale du neuvième segment n'ayant pas encore atteint la ventrale ; *v*, nageoire ventrale ; *p*, nageoire pectorale.

On comprend, dès lors, que le bourrelet occupant la crête de la pectorale semble se recourber sur la face externe de celle-ci, car, antérieurement, ce bourrelet plonge verticalement, suivant une pente encore plus rapide que celle de la face externe de la nageoire.

Dans la partie postérieure de la pectorale, le double contour ectodermique externe n'existe pas. Cela tient à ce que, dans cette région, la pente supérieure de l'ébauche mésodermique est beaucoup moins rapide qu'antérieurement ; la face externe de la nageoire s'étend alors, suivant une pente presque uniforme et peu considérable, depuis sa crête jusqu'à la surface vitelline, ce qui ne permet pas d'apercevoir l'ectoderme par sa tranche.

Si l'on prenait le contour ectodermique, dont nous venons de donner la véritable interprétation, pour la continuation du bourrelet ectodermique de la pectorale, on commettrait une erreur grossière

en traçant la corde de l'arc que forme ce bourrelet, corde qui, nous le savons, correspond à la future base d'insertion du membre sur le corps.

L'inspection de la même figure montre aussi une notable différence entre les deux pectorales. Elle tient à ce que le bourrelet ectodermique de la nageoire gauche est fortement incliné du côté ventral dans sa partie antérieure et moyenne.

Les coupes transversales pratiquées dans la pectorale nous la montrent peu différente de ce qu'elle était au stade précédent. Les dimensions de sa partie somatopleurale ont augmenté. Quant aux bourgeons musculaires, ils sont un peu plus volumineux et leur coupe transversale affecte toujours, à peu de chose près, la même forme que dans l'embryon à 33 segments.

Le bourrelet ectodermique qui suit la crête de l'ébauche somatopleurale s'est accentué. Pour comprendre la disposition des éléments qui le constituent, un mot sur la structure de l'épiderme de la nageoire est nécessaire.

Il se compose de trois couches : la couche profonde, de beaucoup la plus puissante, est constituée par une seule assise de très petites cellules dont les noyaux, suivant les régions considérées, sont tantôt sensiblement arrondis, tantôt allongés dans le sens proximo-distal. Au-dessus de cette couche se trouve quelques rares noyaux couchés à plat et le tout est recouvert d'une très mince cuticule (fig. 34 *bis*).

Dans le voisinage du bourrelet, les noyaux de la couche profonde, au lieu d'être dirigés normalement à la surface de l'ectoderme, s'inclinent en dehors, de telle sorte que leur grand axe est presque perpendiculaire au plan de symétrie de la pectorale. Les cellules qui forment le reste de l'organe se disposent de manière à constituer un demi-cylindre, dans lequel elles sont orientées radialement, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe de ce demi-cylindre.

A part quelques points de détail, le bourrelet que je viens de décrire est analogue à celui que Boyer a décrit et figuré dans le *Fundulus heteroclitus*.

Passons à la description de la ventrale.

Les embryons entiers montrent que la plaque somatopleurale qui constitue l'ébauche de cette nageoire a un peu augmenté d'épaisseur ; il en résulte qu'elle est beaucoup mieux circonscrite que précédemment.

En ce qui concerne les parties ventrales destinées sans doute à donner les bourgeons musculaires de la ventrale, on voit, en comparant la figure 10 à la figure 5, qu'elles ont beaucoup augmenté de longueur.

Comme précédemment, leur longueur décroît depuis la première jusqu'à la dernière. Quoique très lisible, la vue d'ensemble que représente la figure 5 ne permet plus de distinguer la limite distale des bourgeons, pas plus qu'elle ne permet de dire si ces bourgeons sont dès maintenant détachés des parties ventrales auxquelles ils appartiennent. Les coupes nous renseigneront à ces différents points de vue.

La figure 2 (p. 366), prise sur le même embryon que celui de la figure 5, pl. VI, montre que la partie ventrale du sixième segment a encore conservé la courbure à concavité postérieure que nous lui avions trouvée antérieurement dans la forme plus jeune représentée figure 12 ; maintenant, elle est plus grêle que celles de tous les segments suivants. Au lieu de venir s'appuyer sur l'ébauche de la ventrale comme les deux suivantes, elle aboutit au prolongement antérieur de cette ébauche, qui établit la continuité entre les deux nageoires. Nous verrons que la partie antérieure de cette région donne naissance à certains muscles de l'adulte s'insérant en avant sur la ceinture scapulaire et en arrière sur l'os de la ventrale. Peut-être ces muscles se forment-ils aux dépens du bourgeon appartenant au sixième segment primordial ? Il faudrait, pour décider cette question, réussir à suivre dans tous ses détails le sort des parties ventrales des segments. Je n'ai malheureusement pas réussi à mener à bien ce travail.

Les parties ventrales des septième et huitième segments, je l'ai

dit, rejoignent l'ébauche de la ventrale sans qu'on puisse distinguer leur limite distale. Dans l'embryon qui nous occupe, comme dans celui qui a été représenté figure 10, la partie ventrale du neuvième segment n'a pas encore atteint l'ébauche de la nageoire et se termine librement d'une manière plus ou moins nette. Ce fait est d'une grande importance ; il montre que l'évolution des parties ventrales et sans doute aussi celle de leurs bourgeons musculaires s'effectuent d'avant en arrière, c'est-à-dire que ces organes se développent d'autant plus tardivement qu'ils appartiennent à un segment plus postérieur.

Dans l'embryon représenté figure 12, l'ébauche de la ventrale est déjà en rapport avec le neuvième segment, mais cela n'infirme en rien la conclusion précédente. Il peut, en effet, arriver que l'évolution des parties ventrales des segments s'accomplisse plus rapidement chez certains embryons que chez d'autres.

Les difficultés particulières que présente l'étude des bourgeons de la pectorale m'ont empêché de déterminer l'ordre de leur formation ; mais il semble bien difficile que la règle qui les concerne diffère de celle que suivent ceux de la ventrale.

Quelles sont maintenant les données que peuvent nous fournir les coupes ?

En ce qui concerne l'ébauche de la ventrale, il n'y a à noter que l'augmentation d'épaisseur de ses deux parties, mésodermique et ectodermique (*ev*, *ec*, fig. 34).

Quant aux parties ventrales des segments (*pv*), voici comment elles sont constituées : chacune d'elles consiste en une mince lame de tissu embryonnaire due à l'allongement excessif de l'angle inféro-externe du myotome (*my*) dont elle dépend. L'extrémité distale de cette lame est plus ou moins amincie et pénètre comme un coin dans le bord interne de la masse somatopleurale constituant l'ébauche de la ventrale.

Aucun embryon à 36 segments ne m'a montré les bourgeons musculaires séparés de leurs myotomes. La figure 34 représente

une coupe transversale passant par le bourgeon musculaire du septième segment.

Pour terminer l'histoire du stade V, je dois dire un mot des rapports de position des deux nageoires.

On se souvient qu'au stade IV les axes des deux rudiments des membres étaient parallèles à la ligne médiane dorsale de l'embryon et dans le prolongement l'un de l'autre. Au stade V, la corde de l'arc formé par la crête de la pectorale, corde qui représente la future ligne d'insertion de cette nageoire, s'est écartée de la ligne médiane dorsale, de manière à faire avec elle un angle aigu à ouverture postérieure. En même temps, le grand axe de la ventrale s'est déplacé de manière à faire avec cette même ligne un angle plus petit que le précédent et à ouverture antérieure.

Il résulte de ces faits qu'à ce stade les axes des deux nageoires paires font entre eux un angle obtus à ouverture interne d'environ 140 degrés.

Nous verrons, en étudiant les stades ultérieurs, quels changements subissent les trois angles dont il vient d'être question et comment s'acquièrent les rapports de position qu'on observe dans les nageoires paires de l'adulte.

En résumé [1], dans l'embryon à 35 segments primordiaux, la partie mésodermique de la pectorale consiste en une colline dont la ligne de faîte décrit une longue courbe à concavité externe.

L'ectoderme qui recouvre cette colline somatopleurale est épaissi; il se renfle en un bourrelet demi-cylindrique suivant la ligne de faîte dont je viens de parler.

Les quatre bourgeons musculaires de la pectorale sont toujours visibles sur les coupes transversales de cette nageoire. Ils ne diffèrent pas sensiblement de ce qu'ils étaient au stade précédent.

La ventrale est un peu plus épaisse et, par suite, beaucoup mieux circonscrite que précédemment.

[1] Figures 5, 10, 12, 34, 34 *bis*, et dans le texte, fig. 2, p. 366.

L'angle inféro-externe des myotomes appartenant aux sixième, septième, huitième et neuvième segments primordiaux se prolonge en quatre longues bandelettes mésodermiques (parties ventrales des segments) probablement destinées à fournir chacune un bourgeon musculaire à la ventrale. Les parties ventrales les plus antérieures apparaissent les premières.

Dans la plupart des embryons, le quatrième bourgeon n'a pas encore atteint l'ébauche de la ventrale, mais les trois premiers l'ont déjà rejoint, et leur extrémité distale s'enfonce comme un coin dans la masse somatopleurale de cette dernière. Aucun bourgeon ne s'est séparé des parties ventrales issues des segments postérieurs au cinquième.

La future base d'insertion de la pectorale sur le corps et l'axe longitudinal de la ventrale se sont déplacés de manière à faire entre eux un angle obtus d'environ 140 degrés à ouverture interne.

Stade VI. — Les segments primordiaux sont au nombre de 37 à 38. Le pigment noir est apparu sur le dos de l'embryon sous la forme de petits chromatophores encore peu nombreux, distribués, sur la région somatique de l'animal, depuis la partie postérieure de ses vésicules auditives jusqu'à la hauteur de ses ventrales.

Le pigment choroïdien est très développé et donne à l'œil une teinte noire très prononcée ; cependant, la partie centrale du globe oculaire conserve encore une certaine transparence.

La *pectorale* de l'embryon qui nous occupe (fig. 6) a subi un changement considérable, qui attire immédiatement l'attention dès qu'on la compare à celle de l'animal précédemment décrit. Sur les individus entiers vus du côté dorsal, la face externe de la nageoire est seule visible : c'est une aire opaque, affectant à peu près la forme d'un demi-cercle et beaucoup plus étendue en surface que la partie correspondante de l'embryon du stade V (fig. 5).

Le diamètre limitant ce demi-cercle n'est autre chose que la future base d'insertion de la nageoire. Nous avons vu, au stade précé-

dent, la ligne idéale représentant cette base, faire avec la ligne médiane dorsale de l'embryon, un angle aigu à ouverture postérieure. Cet angle, qui était alors d'environ 25 degrés, atteint maintenant 35 à 40 degrés.

L'aire opaque que forme la face externe de la pectorale, est limitée, sur son contour courbe, par une marge transparente qui semble plus large en arrière qu'en avant et qui est formée par le bourrelet ectodermique du stade précédent, devenu ici un véritable pli. Nous étudierons la structure de ce pli un peu plus loin. La différence de largeur que l'on constate dans les deux régions de la marge ectodermique tient à ce que le pli qui lui donne naissance est vu à plat dans sa partie postérieure, tandis qu'il se présente presque par la tranche antérieurement.

En dedans de la marge ectodermique, on aperçoit, surtout dans la région postérieure de la nageoire qui, en raison de son orientation, se prête mieux que l'antérieure à cette observation, une bande étroite, réfringente, limitée par un double contour : c'est le bord distal du cartilage de la nageoire qui vient de faire son apparition. Il est représenté par un simple trait (*c*) sur la figure 6 ; nous le retrouverons sur les coupes transversales.

La figure 6 pourrait donner à penser que la marge transparente constituée par le pli ectodermique ne s'arrête pas à l'extrémité antérieure de la nageoire, mais se recourbe en arrière sur une longueur considérable, prolongeant ainsi le futur limbe de la pectorale en arrière et diminuant d'autant la base d'insertion de cette nageoire sur le corps. Cette apparence n'est qu'une illusion de même nature que celle que nous avons rencontrée en faisant l'histoire du stade V (voir p. 366).

Antérieurement, la face externe du rudiment somatopleural de la pectorale résulte de l'intersection de trois talus inclinés de haut en bas et de dedans en dehors. Le talus supérieur (fig. 42, *ts*) est très rapide, le moyen (*tm*) encore plus rapide et, en certains points même, presque vertical, l'inférieur (*ti*) très faible surtout dans sa

partie inférieure, qui se raccorde insensiblement avec la surface du vitellus.

Plus on s'avance vers l'extrémité postérieure de la nageoire, plus on voit diminuer la pente du talus moyen. Tout à fait en arrière, ce talus a à peu près disparu et le supérieur se prolonge jusqu'à l'inférieur par une pente à peu près uniforme.

La pente extrêmement rapide du talus moyen fait que, partout où il existe, l'ectoderme qui le recouvre se trouve vu par la tranche quand on regarde l'embryon par la face dorsale ; c'est ainsi que s'explique le double contour ectodermique qu'on remarque à la partie antérieure et externe de la pectorale et qui semble dû à la réflexion en arrière du futur bord libre de la nageoire.

Si l'on compare la pectorale de l'embryon à 36 segments primordiaux (stade V) à celle de l'embryon qui nous occupe, on voit que la longueur relative de son talus moyen a beaucoup diminué et s'étend maintenant beaucoup moins loin en arrière que précédemment. Nous verrons ce caractère s'accentuer encore dans les stades ultérieurs.

Les coupes transversales permettent seules d'étudier, comme nous venons de le faire, la forme de la face externe de la pectorale ; elles révèlent, en outre, l'existence de certaines particularités qui doivent maintenant attirer notre attention.

Nous avons vu qu'aux stades IV et V la face interne du rudiment somatopleural de la pectorale était régulièrement convexe (fig. 32). Il n'en est plus de même actuellement et sa forme rappelle celle d'une selle à concavité peu marquée, parfois presque nulle (fig. 42) ; les coupes transversales de la pectorale sont donc maintenant complètement asymétriques.

Le bourrelet ectodermique, qui suit la crête de la pectorale, a franchement pris la forme d'un pli très saillant aplati latéralement. Il a conservé la même épaisseur et la même structure qu'auparavant (fig. 42).

Le cartilage de la pectorale a fait son apparition. Pour l'étudier,

l'ébauche de la nageoire a été débitée en coupes perpendiculaires à la trace de son insertion sur le corps. Ces coupes montrent que le rudiment cartilagineux apparaît sous la forme d'une plaque épaisse indivise, occupant à peu près la région moyenne de la nageoire (*rc*, fig. 42).

La limite précise entre l'ébauche cartilagineuse et le tissu embryonnaire au milieu duquel elle s'est différenciée, est encore impossible à tracer ; cependant, les deux tissus se comportent déjà de manières différentes sous l'action des réactifs fixateurs, car, par suite de contractions survenues dans la masse mésodermique, il s'est formé de chaque côté du rudiment cartilagineux une fente qui l'isole du tissu embryonnaire environnant (fig. 42).

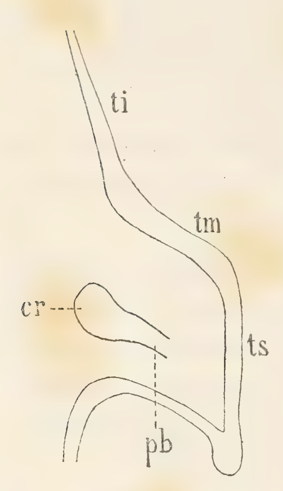


Fig. 3. — Coupe (perpendiculaire à sa future base d'insertion) de la pectorale d'un *Cyclopterus lumpus* au stade VI (× 205).

cr, rudiment de la ceinture scapulaire cartilagineuse ; *pb*, rudiment de la plaque basale cartilagineuse ; *ti*, *tm*, *ts*, talus inférieur, moyen et supérieur de la face externe de la pectorale.

Un peu plus tard, le bord proximal de la plaque cartilagineuse commence à se renfler en une tige cylindrique qui représente la première ébauche de la *ceinture scapulaire cartilagineuse*. La partie distale, encore peu développée, représente alors l'ébauche du cartilage de l'*extrémité*, c'est-à-dire de la nageoire pectorale proprement dite (fig. 3, dans le texte, p. 374) ; c'est cette partie qui donnera naissance aux pièces basales ; je la désignerai toujours maintenant sous le nom de *plaque basale*.

Le bord distal convexe du cartilage, quoique très mal défini, est déjà visible sur les préparations entières (fig. 6, *c*).

Il m'a été impossible de retrouver les bourgeons musculaires dont nous avions encore constaté la présence au stade précédent.

L'ébauche de la *ventrale* a très peu progressé depuis le dernier stade ; sa longueur et son épaisseur sont seulement un peu plus

considérables qu'auparavant. Dans certains individus on soupçonne déjà le bourrelet ectodermique qui ne tardera pas à occuper l'axe longitudinal du rudiment de la nageoire. Cet axe a d'ailleurs légèrement changé d'orientation. Les angles qu'il fait d'une part avec la base d'insertion de la pectorale et, d'autre part, avec la ligne médiane dorsale de l'embryon ont légèrement diminué ; nous reviendrons plus loin sur ces changements de position.

La plaque mésodermique qui réunit l'ébauche de la ventrale à celle de la pectorale n'a subi aucune modification depuis le stade précédent.

Les parties ventrales des segments primordiaux 6 à 10 présentent maintenant les particularités suivantes :

La première (6e segment) est encore plus étroite qu'elle ne l'était précédemment, surtout dans sa partie moyenne ; elle aboutit toujours à l'épaississement mésodermique réunissant les deux nageoires (fig. 6, pv_6).

Les trois suivantes (7e, 8e et 9e segment) se sont élargies et celle du neuvième segment (pv_9) atteint maintenant l'ébauche de la ventrale. Il résulte de là que les deux intervalles compris entre ces trois bandelettes segmentaires, d'ovales qu'ils étaient sont devenus longs et étroits. L'intervalle compris entre les parties ventrales des sixième et septième segments a diminué, mais il reste encore plus large que les deux suivants.

Dans l'embryon au stade V, les parties ventrales 6, 7, 8 et 9 (fig. 5, pv_6 à pv_9) étaient dirigées de dedans en dehors et d'avant en arrière ; maintenant, les deux premières sont orientées presque perpendiculairement à l'axe de l'embryon et les deux autres dirigées d'arrière en avant (fig. 6). Ces changements d'orientation reconnaissent pour cause l'ouverture progressive de l'angle que fait la base de la pectorale avec l'axe de l'embryon; car la ventrale est intimement liée à la pectorale et la suit constamment dans son mouvement.

Indépendamment de ce changement dans l'orientation générale des parties ventrales appartenant aux segments 7, 8 et 9, on constate

une *convergence* manifeste de ces parties vers l'ébauche de la nageoire ventrale.

La partie ventrale du dixième segment primordial (pv_{10}) s'est allongée ; elle est actuellement dans l'état où était celle du neuvième segment pendant le stade V, et son extrémité distale est encore très éloignée de l'extrémité postérieure de l'ébauche de la ventrale.

Les vues d'ensemble ne peuvent en aucune manière nous éclairer sur la façon dont se comportent les parties ventrales dans le sens vertical[1], aux points où elles abordent l'ébauche de la nageoire postérieure ; mais les coupes transversales donnent à cet égard des renseignements précis. Voici ce qu'elles nous apprennent (fig. 43).

L'ectoderme (*ec*) ne présente rien de particulier. Le rudiment somatopleural (*ev*) consiste en une lame d'épaisseur maximum en son milieu, tranchante sur ses bords et limitée en dessus et en dessous par une surface convexe à très faible courbure.

Au stade précédent, nous avions vu les parties ventrales pénétrer dans la substance du rudiment somatopleural, en commençant à le séparer en deux feuillets d'épaisseur très inégale, l'inférieur étant de beaucoup le plus mince (fig. 34).

Actuellement, ce dernier a complètement disparu et l'extrémité distale de la partie ventrale (*pv*) est passée sous le rudiment somatopleural (*ev*), dont elle a fortement soulevé le bord interne. En outre, la partie ventrale s'est fortement renflée à son extrémité libre, de manière à prendre la forme qui a été représentée figure 43. La pente externe de sa face supérieure, dirigée de dedans en dehors et de haut en bas, est accolée à la face inférieure du rudiment de la ventrale.

Nulle part, je n'ai pu observer un bourgeon musculaire franchement séparé de sa partie ventrale.

Pour terminer cette description, j'ajouterai quelques lignes ayant trait aux changements survenus dans l'orientation des nageoires et dans leurs positions respectives.

[1] L'embryon est toujours supposé placé la tête en avant et la face ventrale en bas.

Si nous mesurons l'angle que forme la future base d'insertion de la pectorale avec la ligne médiane dorsale de l'embryon, nous constatons qu'il a augmenté d'environ 10 à 15 degrés.

D'autre part, il est facile de se rendre compte que l'angle compris entre le grand axe de la ventrale et la future base d'insertion de la pectorale a diminué d'environ 5 degrés.

Le premier de ces angles, parti de zéro, est destiné à devenir obtus ; le second, au début très voisin de 180 degrés, deviendra aigu.

Quant à l'angle compris entre le grand axe de la ventrale et la ligne médiane dorsale de l'embryon, sa valeur est entièrement subordonnée à celle des deux précédents, car la somme de ces trois angles doit rester constamment égale à 180 degrés. Parti de zéro, cet angle passe bientôt par un maximum peu différent de 20 degrés ; puis il tend vers sa valeur primitive 0, qu'il n'atteint généralement que lorsque le premier devient lui-même égal à 90 degrés.

Les variations des deux premiers angles s'accomplissent de telle sorte que l'ouverture du troisième ne peut jamais être qu'antérieure.

En résumé[1], dans l'embryon ayant 37 à 38 segments primordiaux, la colline formant l'ébauche de la pectorale présente une face externe dont la pente générale, abstraction faite de tout accident, est beaucoup moins rapide que celle de la face interne, qui est presque taillée à pic. Toutes les dimensions de la pectorale ont augmenté dans des proportions considérables.

Le bourrelet ectodermique du stade précédent est devenu un pli saillant, aplati latéralement.

Le squelette du membre antérieur est apparu sous la forme d'une épaisse lame cartilagineuse, dont le bord proximal, renflé en forme de baguette, représente l'ébauche de la ceinture scapulaire cartilagineuse ; tandis que sa partie distale correspond au futur squelette de la nageoire pectorale proprement dite.

La partie ventrale du neuvième segment a atteint l'ébauche de la

[1] Figures 6, 42, 43, et dans le texte, fig. 3, p. 374.

ventrale ; celle du dixième segment commence à s'allonger, mais elle en est encore très distante.

Les parties ventrales des segments 7, 8 et 9 convergent vers l'ébauche de la ventrale.

Les extrémités distales des parties ventrales se sont renflées et passent maintenant sous le bord interne du rudiment de la ventrale, qu'elles soulèvent fortement.

L'angle que fait la future base d'insertion de la pectorale avec la ligne médiane dorsale de l'embryon a augmenté ; celui qu'elle fait avec le grand axe de la ventrale a diminué. L'angle compris entre l'axe longitudinal de la ventrale et la ligne médiane dorsale est en voie de décroissance.

Stade VII. — Les segments primordiaux n'ont pu être comptés ; mais les caractères que présentent les membres sont suffisants pour fixer l'âge de l'embryon dont nous allons nous occuper et que reproduit la figure 7. La figure 13, destinée à représenter des détails qui n'auraient pu trouver place sur la précédente, se rapporte à un embryon un peu moins avancé que celui de la figure 7.

La *pectorale* a subi les modifications suivantes :

La marge que forme le pli ectodermique s'est élargie ; son extrémité antérieure paraît toujours recourbée en arrière, mais sur une longueur beaucoup moindre qu'auparavant (fig. 7). D'après ce que nous avons vu au cours de la description des deux stades précédents (p. 366 et 372), la cause de ce changement réside dans ce fait que le talus moyen (fig. 44, *tm*) de la face externe de la nageoire n'est plus taillé rapidement que dans sa partie tout à fait antérieure.

Le changement de pente du talus moyen a encore eu d'autres conséquences. Ainsi, la face externe de la nageoire est maintenant beaucoup plus plane qu'auparavant ; en outre, sa pente générale s'est adoucie à tel point, qu'elle est devenue presque tangente au vitellus. Enfin, l'épaisseur de la nageoire a beaucoup diminué et, en même temps, ses deux autres dimensions ont augmenté.

L'examen des coupes transversales fait très bien comprendre toutes ces modifications.

Un autre changement, qui persistera jusque chez l'adulte, s'est opéré dans la forme du bord libre de la nageoire. Il consiste en ce que sa partie externe (inférieure chez l'adulte) s'est allongée de telle manière que, dans cette région, la base d'insertion du membre fait maintenant avec son bord libre un angle aigu à sommet externe. Sa partie interne (supérieure chez l'adulte) est au contraire restée large et arrondie (fig. 13).

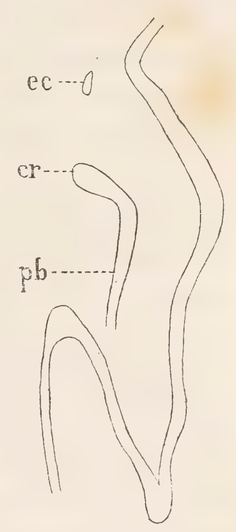


Fig. 4. — Coupe (perpendiculaire à sa future base d'insertion) de la pectorale d'un *Cyclopterus lumpus* au stade VII (× 205).

ec, ébauche de la clavicule ; *cr*, rudiment de la ceinture scapulaire cartilagineuse ; *pb*, rudiment de la plaque basale cartilagineuse.

Le cartilage pectoral (*c*, fig. 7 et 13) a augmenté dans les mêmes proportions que la nageoire. Il est limité, du côté distal, par une étroite marge plus opaque qui, dans la partie arrondie du membre, se maintient à peu près à égale distance de son bord libre, mais qui, dans sa partie angulaire, se rapproche progressivement de ce bord pour arriver à son contact, au point où ce dernier cesse d'exister. Les coupes nous montrent que ce cartilage a un peu diminué d'épaisseur depuis le dernier stade (fig. 44). En même temps, le contour de ses faces latérales est devenu plus net, au moins dans sa région centrale. Le cordon (*cr*, fig. 13, pl. VII, fig. 4, p. 379) représentant la future ceinture scapulaire cartilagineuse est mieux limité qu'auparavant. Quant à la partie distale du cartilage (plaque basale) destinée à former le squelette de la nageoire pectorale proprement dite, elle est d'autant plus mince qu'on la considère plus loin de la ceinture scapulaire (*pb,* fig. 4, p. 379).

En avant de ce cordon, on distingue une étroite bandelette opaque (*ec*) qui en est séparée par un espace angulaire de 40 à 50 degrés à

ouverture externe; c'est la première ébauche de la pièce la plus importante de la ceinture scapulaire fibreuse : la *clavicule.*

Cette ébauche se détache de l'extrémité interne du bord antérieur de la pectorale avec laquelle elle est en continuité de substance et de là se dirige en dehors et en avant, en s'éloignant de plus en plus de la future ceinture scapulaire cartilagineuse. Les coupes perpendiculaires à cette dernière montrent que la clavicule existe déjà à ce stade à l'état fibreux, sous la forme d'une baguette aplatie, transparente, réfringente, extrêmement ténue, engainée dans un épais fourreau de cellules d'origine mésodermique, immédiatement sous-jacent à l'épiderme (*ec,* fig. 4, p. 379). Il me paraît certain que la baguette claviculaire est secrétée par la gaine cellulaire mésodermique qui l'entoure.

J'aurais beaucoup désiré étudier minutieusement l'histogénèse de l'ébauche des parties fibreuses de la ceinture scapulaire; malheureusement, le mode de fixation que j'avais employé ne m'a pas permis d'obtenir les préparations irréprochables indispensables pour mener à bien une pareille recherche.

Divers changements sont survenus dans l'ébauche de la ventrale. Elle s'est courbée dans le plan tangent au vitellus, de manière à prendre une légère concavité externe (fig. 13) et, de plus, sa position par rapport à la pectorale est devenue telle, que la partie qui la relie à cette dernière est maintenant dirigée d'arrière en avant et de dehors en dedans. En outre, son revêtement ectodermique s'est renflé en un court bourrelet (*be*) qui occupe sa ligne de faîte et qui participe déjà à la courbure à laquelle je viens de faire allusion.

Les parties ventrales des segments 6 à 10 doivent nous arrêter un instant.

La figure 7 permet de considérer ces cinq parties dans leur ensemble. Ce qui frappe maintenant, c'est la longueur considérable de ces sortes de rubans mésodermiques, qui présentent tous une courbure prononcée à concavité antérieure.

La première partie ventrale (6e segment), la plus étroite de toutes,

se rend, ainsi que la seconde, à la bande de tissu embryonnaire réunissant l'ébauche de la ventrale à celle de la pectorale (pv_6 et pv_7). Les deux suivantes abordent franchement le rudiment de la ventrale par son côté interne. Quant à la dernière (10e segment), elle s'arrêtait à une distance assez considérable de la ventrale (pv_{10}); mais ce fait ne paraît pas constant et, chez d'autres individus, je l'ai trouvée atteignant le futur membre; jamais, cependant, d'une manière aussi franche que les précédentes. La convergence des parties ventrales des segments 7, 8 et 9 vers l'ébauche de la ventrale est aussi nette qu'au stade précédent (fig. 7).

Dans l'embryon qui a servi à dessiner la figure 13, la partie ventrale du sixième segment était en majeure partie invisible et celle du dixième (pv_{10}) n'atteignait pas la ventrale. Cette figure permet de constater facilement que les parties ventrales des sixième et septième segments se rendent au prolongement mésodermique de la ventrale qui la réunit à la pectorale. Ce caractère est d'ailleurs beaucoup plus net dans les embryons un peu âgés que dans les plus jeunes. On peut comparer, à ce point de vue, les figures 5 et 7 de la planche VI.

Les parties dorsales et intermédiaires des segments primordiaux sont complètement transformées en muscles; en outre, *les parties ventrales commencent à subir la même transformation.* Ce dernier point ne peut être constaté que sous un fort grossissement et passerait tout à fait inaperçu sans un examen très attentif des préparations; il est cependant hors de doute. La présence des fibres musculaires n'a d'ailleurs pu être constatée que dans les parties ventrales des septième et huitième segments, ainsi que dans la région distale de celle du sixième (fig. 13). Les parties ventrales du neuvième et du dixième segment ne présentaient aucune trace d'une pareille transformation, circonstance qui trouve son explication dans ce fait que les parties ventrales elles-mêmes ne se développent que l'une après l'autre et d'avant en arrière.

Le fait bien démontré de la transformation des parties ventrales

des segments en muscles présente une grande importance. Rapproché de la constitution de la paroi abdominale de l'adulte, il démontre que les muscles de cette paroi ne sont autre chose que les parties ventrales des segments de l'embryon passées à l'état de bandelettes musculaires reliées entre elles par d'étroits tendons.

Pour mettre en évidence cette origine des muscles de la paroi ventrale de l'adulte, il est nécessaire de donner quelques détails sur leur disposition anatomique.

Quand on a enlevé avec précaution la peau ou, pour mieux dire, le cuir épais qui revêt la paroi abdominale d'un Cycloptère adulte, on voit qu'elle est constituée par un grand nombre de larges rubans musculaires réunis par d'étroits rubans tendineux.

Le premier de ces rubans (fig. 8, p. 424), oblique d'arrière en avant et de haut en bas, est divisé en deux portions par la post-clavicule : la première (pv_5) s'insère par son bord antérieur sur la clavicule (h) et sur la post-clavicule (cd), la seconde (pv'_5) s'attache sur la post-clavicule par son extrémité postérieure et sur la clavicule par son extrémité antérieure.

Le deuxième ruban musculaire est également interrompu par la post-clavicule ; sa partie supérieure (pv_6) se fixe à cet os par son extrémité inférieure et sa partie inférieure (pv'_6) s'y attache par son extrémité supérieure.

Le troisième ruban (pv_7) ne s'insère sur aucun os ; il est simplement relié à celui qui le précède et à celui qui le suit par d'étroits rubans tendineux. Son extrémité distale arrive au niveau du milieu de la longueur de la ventrale.

Enfin, le quatrième ruban (pv_8) se recourbe fortement en crochet à son extrémité libre et le sommet de la convexité de ce crochet se fixe à l'extrémité postérieure de l'os de la ventrale.

Les autres rubans ne contractent aucun rapport avec le squelette des membres.

On trouvera au chapitre VI l'exposé des comparaisons qui permettent d'établir que la musculature de la paroi abdominale résulte de

la transformation des parties ventrales des segments de l'embryon en minces rubans musculaires.

On se souvient qu'au stade précédent, les extrémités distales des parties ventrales soulevaient fortement le rudiment somatopleural de la ventrale, de manière à s'introduire au-dessous de lui (fig. 43). A ce moment, les deux masses mésodermiques d'origines différentes étaient encore distinctes et leur limite commune bien visible. Actuellement, il n'en est plus de même et il m'a été impossible de retrouver trace de la ligne séparative si nette au stade précédent (fig. 45, *ev*).

En outre, à aucune époque du développement des parties ventrales, je n'ai pu voir leurs extrémités distales se détacher pour constituer les bourgeons musculaires de la ventrale.

En coupe transversale, l'ébauche de la nageoire abdominale affecte la forme d'un triangle isocèle très surbaissé (fig. 45), relié à la partie somatique de l'embryon par une mince lame de tissu lorsque la coupe passe par l'une des parties ventrales en rapport avec le rudiment du membre.

L'ectoderme forme un bourrelet (*be*) occupant la crête de la nageoire. Il est constitué comme celui de la pectorale, mais encore très peu saillant.

Les angles de position des ébauches des deux nageoires ont continué à varier dans le même sens que précédemment.

On aperçoit sur la figure 13 un canal longitudinal à parois très épaisses, à lumière étroite, sous-jacent aux segments du corps et situé exactement sur la limite commune des parties intermédiaires et des parties ventrales des segments (*cs*). C'est le canal segmentaire. Son extrémité antérieure, située dans le cinquième segment, est contournée en S et se termine par le néphrostome (*n*) ; quant à son extrémité postérieure, elle débouche dans le cloaque (*cl*) en même temps que le rectum (*r*).

En résumé [1], dans l'embryon parvenu au stade VII, la pectorale a

[1] Figures 7, 13, 44, 45, et dans le texte, fig. 4, p. 379.

diminué d'épaisseur mais elle s'est élargie ; son contour général a pris la forme d'un ovale dont une moitié, l'interne, est très large, tandis que l'externe est très étroite. La pente du talus moyen a beaucoup diminué et la nageoire tout entière tend à devenir tangente au vitellus. Le cartilage est devenu à la fois plus large et plus mince ; ses parois commencent à acquérir des contours bien limités et la plaque basale (squelette de l'extrémité) s'amincit dans le sens proximo-distal.

L'ébauche de la clavicule est apparue, sous la forme d'une baguette réfringente extrêmement ténue, entourée d'une gaine cellulaire et faisant un angle aigu à ouverture externe avec l'ébauche de la ceinture scapulaire cartilagineuse.

La ventrale possède maintenant un léger bourrelet ectodermique, déjà concave du côté externe.

Les parties ventrales des segments se sont considérablement allongées ; les deux premières (6e et 7e segment) aboutissent au prolongement antérieur de l'ébauche de la ventrale, les deux suivantes à cette ébauche elle-même. Des fibres musculaires longitudinales sont apparues dans les trois premières.

Ce fait, rapproché de la constitution de la musculature abdominale de l'adulte, montre que les parties ventrales des segments sont destinées à donner naissance à cette musculature.

La coupe transversale de l'ébauche de la ventrale est un triangle isocèle très surbaissé, dans lequel il a été impossible d'établir une distinction entre le tissu somatopleural et celui des parties ventrales. Même résultat négatif en ce qui concerne l'existence de bourgeons musculaires libres d'adhérence avec les parties ventrales.

L'extrémité antérieure du canal segmentaire, terminée par le néphrostome, est contournée en S et située dans le cinquième segment primordial.

Stade VIII. — La figure 8 représente un embryon arrivé au stade VIII. Comme pour le précédent, ses segments n'ont pu être

comptés et il en sera de même dorénavant pour tous les suivants. Les figures 14 et 15 sont destinées à montrer l'ensemble de la pectorale et de la ventrale isolées de l'embryon, mais ayant conservé leurs rapports de position réciproques. La première de ces figures, qui représente un état de développement un peu moins avancé que la seconde, servira de base à la description qui va suivre.

Le contour de la pectorale (*p*) n'a, pour ainsi dire, pas changé de forme ; mais ses dimensions se sont notablement accrues.

Le cartilage a suivi l'accroissement de la pectorale. Ses faces sont maintenant très nettement délimitées, sauf dans la région de son bord distal où il passe insensiblement au tissu embryonnaire environnant.

Il y a continuité parfaite entre la partie destinée à former la ceinture scapulaire et celle qui doit constituer le squelette de l'extrémité (plaque basale). Cette disposition n'a d'ailleurs pas varié depuis le moment où est apparu le renflement scapulaire du cartilage.

La clavicule (*ec*) est beaucoup plus longue et plus opaque qu'au stade précédent; l'angle qu'elle fait avec la baguette cartilagineuse de la ceinture scapulaire (*cr*) a beaucoup diminué, car il n'est plus que de 15 à 20 degrés. Sur les coupes, on constate facilement que la baguette réfringente a une section plus grande qu'auparavant; il en est de même pour la gaine qui l'entoure. Malgré l'augmentation de diamètre de la tige réfringente, elle n'est pas encore visible sur les préparations à plat.

La nageoire ventrale (*v*) a subi un important changement. Le bourrelet ectodermique (*be*), qui forme sa crête, s'est allongé tout en conservant la courbure à convexité interne qu'il avait déjà lors de son apparition. En outre, la saillie de ce bourrelet a augmenté et, au lieu de rester dressé à la surface de l'ébauche de la nageoire, il commence à se pencher légèrement en dedans. En même temps qu'avait lieu ce changement, la face interne de l'ébauche de la ventrale s'est légèrement creusée de manière à former une gouttière qui n'est autre chose que la première indication de l'aisselle de la ventrale.

L'angle, que forment entre elles les deux nageoires, est occupé par le muscle de la paroi abdominale dont les fibres sont beaucoup mieux visibles qu'au stade précédent (*ma*). Ces fibres, qui ont été trop fortement indiquées sur la figure 14, forment maintenant un faisceau courbe à convexité postéro-externe, dans lequel il m'a été impossible de retrouver les limites des bandelettes mésodermiques (parties ventrales des segments) qui lui ont donné naissance.

L'extrémité antérieure de la ventrale est reliée à l'extrémité externe de la pectorale par une lamelle mésodermique dirigée obliquement d'arrière en avant et de dehors en dedans (*b*). Une grande partie de celle-ci est transformée en un faisceau de fibres musculaires qui forme l'extrémité antérieure du muscle de la paroi abdominale.

L'orientation des nageoires paires a continué à varier dans le même sens que précédemment.

L'angle que fait la future base d'insertion de la pectorale avec le grand axe de la ventrale a atteint 90 degrés. En même temps, l'angle que fait la ligne médiane dorsale de l'embryon avec la future base d'insertion de la pectorale a augmenté, tandis que celui qu'elle fait avec le grand axe de la ventrale a diminué. Il résulte de là que le premier de ces angles est très rapproché de 90 degrés, tandis que le second se trouve maintenant peu différent de zéro.

Pendant la première partie du développement de la pectorale, celle de ses extrémités qui est destinée à devenir inférieure s'éloigne constamment de la ligne médiane dorsale de l'embryon. La ventrale se comporte comme si elle était invariablement liée à l'extrémité de la pectorale et par suite s'écarte constamment du corps de l'embryon en suivant cette nageoire, malgré les changements de dimensions et d'orientation dont elle est continuellement affectée.

Il résulte de ces faits que la ventrale, née à une très petite distance du plan de symétrie de l'embryon, s'en éloigne progressivement jusqu'à ce qu'elle ait atteint le grand cercle de la sphère vitelline, qui se trouve être horizontal lorsque l'embryon est supposé placé la face ventrale en bas.

Dans cette position des ventrales, qui est à peu près réalisée au stade que nous décrivons [1], ces nageoires sont à leur maximum d'éloignement du plan de symétrie de l'embryon. Par la suite, au lieu de continuer à s'écarter l'une de l'autre en s'éloignant du plan de symétrie de l'animal, comme elles l'ont fait jusqu'ici, elles convergent l'une vers l'autre en se rapprochant de ce plan, jusqu'à ce qu'elles se rejoignent sur la ligne médiane ventrale de l'embryon, en même temps que les extrémités inférieures des deux clavicules.

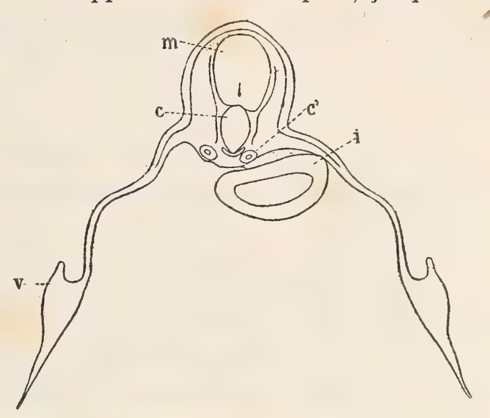


Fig. 5. — Coupe transversale d'un embryon de *Cyclopterus lumpus* au stade IX (× 60).

m, moelle épinière ; *c*, corde dorsale ; *c'*, canal segmentaire ; *i*, intestin ; *v*, ventrale coupée transversalement suivant sa section la plus grande. Elle est arrivée à son maximum d'éloignement du plan de symétrie de l'embryon.

Pour terminer la description du stade VIII, il ne me reste qu'un mot à dire de l'état des nageoires paires que représente la figure 15.

Les dimensions de la pectorale (*p*) se sont encore accrues, et l'angle que faisait son bord antérieur avec le rudiment claviculaire (*ec*) a diminué. Le bourrelet ectodermique de la ventrale (*be*) s'est allongé. Enfin, le muscle de la paroi abdominale (*ma*) est beaucoup plus net que précédemment et la peau qui le recouvre présente maintenant quelques chromatophores noirs.

En résumé [2], à la fin du stade VIII, les parois latérales du cartilage de la pectorale sont nettement limitées et distinctes du tissu environnant.

L'ébauche de la clavicule a augmenté de volume et l'angle qu'elle

[1] Ce n'est qu'au stade IX, comme le montre la figure 5, p. 387, que les ventrales atteignent le grand cercle horizontal de la sphère vitelline.

[2] Figures 8, 14 et 15.

fait avec celle de la ceinture cartilagineuse a beaucoup diminué.

L'aisselle de la ventrale a pris naissance par suite de la déformation de l'ébauche de cette nageoire, dont la crête se trouve rejetée sur le côté interne.

Les fibres du muscle de la paroi abdominale règnent maintenant sans interruption dans l'intervalle compris entre les deux nageoires paires, et l'angle que font celles-ci entre elles a atteint sa valeur maximum.

Stade IX. — Toutes les dimensions des nageoires se sont considérablement accrues, comme on peut le voir en comparant la figure 15 à la figure 16.

Le lobule que formait la partie interne arrondie de la pectorale et qu'on voit dans les figures 13, 14 et 15 a complètement disparu.

L'ébauche de la clavicule (*ec*, fig. 16), dont l'épaisseur a encore augmenté, s'est considérablement rapprochée du rudiment de la ceinture scapulaire cartilagineuse (*cr*), de sorte qu'elle ne fait plus, maintenant, qu'un très petit angle avec cette dernière. Son extrémité externe ou symphysaire est fortement recourbée en avant. Cette particularité était déjà indiquée dans l'embryon le plus âgé du précédent stade, comme on peut le voir sur la figure 15 (*ec*).

Dans la concavité de l'extrémité de la clavicule vient s'insérer un muscle encore peu développé (*sh*), qui va, d'autre part, se fixer à l'hyoïde : c'est le sterno-hyoïdien (de Cuvier). Sur les préparations à plat, fixées et colorées, on ne peut encore distinguer la tige réfringente de la clavicule.

Les muscles moteurs des futurs rayons de la pectorale, appliqués contre le cartilage de cette nageoire, ont fait leur apparition.

Les coupes perpendiculaires à la ceinture scapulaire cartilagineuse permettent de constater que le cartilage s'est accru sans changer de forme (fig. 6, p. 389).

Le rudiment réfringent de la clavicule (*ec*), toujours enveloppé d'une gaine cellulaire assez considérable pour le masquer complè-

tement sur les préparations à plat, présente maintenant une section ovale égale au tiers ou même à la moitié de celle de la baguette cartilagineuse scapulaire (*cr*). A mesure qu'avance le développement, ces deux organes se rapprochent constamment. Ce fait est la conséquence de la constante diminution de l'angle aigu qui les sépare.

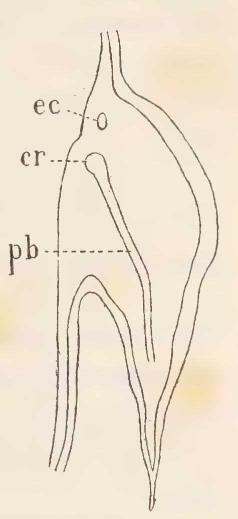


Fig. 6. — Coupe (perpendiculaire à sa future base d'insertion) de la pectorale d'un *Cyclopterus lumpus* au stade IX. (× 139).

ec, ébauche de la clavicule ; *cr*, rudiment de la ceinture scapulaire cartilagineuse ; *pb*, rudiment de la plaque basale cartilagineuse.

La nageoire ventrale (fig. 46) a continué à subir la déformation commencée pendant les deux stades précédents. Actuellement, sa crête a été tellement rejetée sur le côté interne, que sa face externe est beaucoup plus étendue que l'interne. En outre, la première est légèrement convexe, tandis que la seconde est conformée en une gouttière aussi profonde que large.

Le pli ectodermique, devenu très saillant, a basculé de 90 degrés en dedans, en suivant la déformation de la nageoire (*be*). De normal qu'il était à la surface vitelline, il lui est devenu parallèle (fig. 46). Comme on peut le voir sur le dessin d'ensemble représenté figure 16, le pli ectodermique a son maximum de puissance vers le milieu de la largeur de la nageoire. A partir de là, il décroît aussi bien en avant qu'en arrière, ce qui lui donne la forme d'un croissant à cornes très écartées.

Le cartilage (fig. 16, *cv*) a fait son apparition ; il est encore très difficile à apercevoir sur les nageoires entières soumises à l'action des réactifs ; mais, sur le frais, il est facile de voir qu'il ne s'étend encore que dans la moitié antérieure de la nageoire et que son extrémité antérieure, très légèrement claviforme, la dépasse même un peu antérieurement. Sur les coupes transversales de la nageoire, on constate que le cartilage se trouve situé à la partie tout à fait pro-

fonde de celle-ci, presque au contact du vitellus, dont il n'est séparé que par quelques assises de cellules ; sa section transversale est partout circulaire, sans limite précise le séparant du tissu embryonnaire au milieu duquel il commence à se différentier (fig. 46).

L'orientation des nageoires paires n'a éprouvé aucun changement depuis le dernier stade. Par suite du grand accroissement qu'elles ont subi, leurs bords libres se sont considérablement rapprochés, comme permettent de le constater les figures 15 et 16.

Le muscle de la paroi abdominale (*ma*) est de plus en plus développé ; il s'est allongé et l'extrémité antérieure de ses fibres atteint maintenant le bout symphysaire de la clavicule.

En résumé[1], pendant le stade IX, l'ébauche claviculaire a beaucoup augmenté de volume et s'est considérablement rapprochée de l'ébauche de la ceinture scapulaire.

Les muscles moteurs des futurs rayons de la pectorale sont différentiés.

Le cartilage de la nageoire ventrale est apparu ; la gouttière destinée à devenir l'aisselle de cette nageoire s'est considérablement accentuée et le pli ectodermique qui surmonte l'ébauche du futur membre est beaucoup plus saillant qu'il n'était.

Stade X. — La description qui va suivre a été faite sur des pièces appartenant à des embryons d'âge un peu différent. Pour l'embryon le moins avancé, les nageoires ont été préalablement fixées et colorées par la méthode décrite précédemment (fig. 17 et 18), tandis que, pour le plus âgé, elles ont été examinées sur le frais (fig. 35).

Pour plus de clarté, je commencerai par décrire les nageoires les plus jeunes et je complèterai par l'étude des plus âgées.

La tige réfringente de la clavicule (fig. 17, *ec*) se distingue très bien maintenant sur les pièces fixées et colorées, au travers de la gaine cellulaire qui l'entoure, et son extrémité symphysaire est

[1] Figures 16, 46, et dans le texte, fig. 5, p. 387, et fig. 6, p. 389.

déjà élargie par la mince frange qui régnera bientôt dans toute sa longueur.

Le cartilage du membre antérieur est à peu près invisible sur les préparations fixées et colorées par la méthode que j'ai adoptée (*cr*, fig. 17) ; mais sur le frais, nous pourrons étudier facilement les deux parties qui le constituent (p. 393).

Dans l'épaisseur du limbe de la pectorale, on aperçoit des languettes triangulaires d'origine mésodermique appuyées par leur base sur le contour libre du cartilage basal et formant une série ininterrompue qui suit ce contour (fig. 17, *r*). Ces languettes, constituées par des cellules dont les noyaux se colorent très bien par le carmin aluné, loin d'être terminées par des contours nets, diminuent peu à peu de densité de la base au sommet et se confondent insensiblement avec un semis de noyaux répandu tout autour d'elles jusqu'à une petite distance du bord libre de la nageoire. En outre, sous un grossissement suffisamment fort, on distingue, dans toute l'étendue de la zone occupée par les languettes dont je viens de parler (zone comprise entre le bord libre de la plaque basale et le pli ectodermique de la nageoire), un très grand nombre de filaments extrêmement ténus, tous orientés dans le sens radial et encore à peine distincts ; ce sont les formations auxquelles on a donné le nom de *fibres cornées*.

Je n'ai pas élucidé la question de savoir quel rôle est dévolu, dans le développement du membre antérieur, aux languettes mésodermiques triangulaires décrites plus haut ; mais je crois pouvoir les considérer comme des amas de tissu embryonnaire destinés à donner naissance aux rayons de la nageoire. Les éléments qui les constituent seraient alors les cellules mères des fibres cornées.

Il est indiscutable qu'à chaque languette mésodermique correspond un faisceau de fibres cornées, et la suite du développement montre que ces faisceaux se condensent peu à peu pour donner naissance aux rayons compacts qu'on connaît.

Pour être exact, il faut dire que chaque languette mésodermique

est double, c'est-à-dire composée de deux moitiés semblables disposées symétriquement sur chacune des faces du limbe de la nageoire. Ces deux moitiés correspondent respectivement aux deux moitiés intimement accolées qui constituent chaque rayon de nageoire arrivé à son complet développement.

La figure 18 représente, à un plus fort grossissement que la figure 17, une partie du limbe d'une pectorale arrivée au stade X. Deux languettes mésodermiques ont été dessinées avec les fibres cornées qui leur correspondent; mais le graveur a indiqué ces dernières d'une manière beaucoup trop dure.

La nageoire ventrale (*v*) s'est beaucoup agrandie et l'extrémité antérieure de son cartilage (*cv*), notablement dilatée, s'est recourbée vers la pectorale.

Le muscle de la paroi ventrale (*ma*) a beaucoup augmenté d'épaisseur depuis le dernier stade et le sterno-hyoïdien (*sh*) est beaucoup plus net que précédemment.

Un nouveau muscle (*m*) s'est développé, probablement aux dépens de la partie la plus antérieure du muscle abdominal; il s'insère d'une part à l'extrémité antérieure du cartilage de la ventrale et d'autre part au bord postérieur de l'extrémité symphysaire de la clavicule.

La diminution de l'intervalle qui sépare les deux nageoires paires s'est encore accentuée. Ce fait est dû à ce que leur accroissement propre est plus considérable que celui des parties qui les réunissent.

La position des pectorales, par rapport aux parties qui les environnent, a subi un changement qui s'accentuera encore par la suite. Leur base d'insertion qui, après avoir longtemps fait un angle aigu avec la ligne médiane dorsale de l'embryon, était arrivée à lui être perpendiculaire, en est séparée maintenant par un angle obtus. En outre, à mesure que le vitellus se résorbe, l'angle que fait la clavicule avec le plan de symétrie de l'embryon diminue graduellement, et cette diminution continuera jusqu'à ce que les extrémités symphy-

saires de ces deux pièces arrivent au contact dans la région jugulaire de l'embryon.

L'examen des nageoires paires à l'état frais va nous permettre de compléter leur étude par la description de leur squelette cartilagineux.

La ceinture scapulaire cartilagineuse consiste en une tige presque droite longeant, dans la majeure partie de son étendue, le bord distal de la clavicule (fig. 35, *cr*). Son extrémité interne ou coracoïdienne (*cd*) est fortement dilatée et les coupes montrent que cette dilatation n'est pas claviforme, mais aplatie en un disque de même épaisseur que la tige scapulaire (*cr*) et situé dans le plan de la plaque basale (*pb*). La majeure partie du disque coracoïdien dépasse cette plaque et ne se trouve pas en rapport avec elle, comme c'est le cas pour le reste de la ceinture cartilagineuse.

L'extrémité scapulaire de la ceinture cartilagineuse (*sl*) se continue insensiblement avec la plaque basale (*pb*) sans rien présenter encore de particulier. Cette dernière est en parfaite continuité de substance avec la tige constituant la ceinture cartilagineuse ; elle n'est encore percée d'aucun trou.

Telle est la constitution du cartilage du membre antérieur au stade X. Il est probable que la dilatation discoïdale de l'extrémité coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse apparaît un peu avant le stade X, mais je ne puis affirmer ce fait, car je n'ai pu retrouver dans mes notes aucun croquis donnant la solution de cette question.

Le cartilage de la ventrale affecte à peu près la même forme qu'au stade précédent, mais il est plus développé. En effet, son extrémité antérieure renflée en massue et courbée en dedans dépasse un peu le prolongement de la ceinture cartilagineuse et son extrémité postérieure s'étend bien au delà de la première moitié de la nageoire.

En outre, le bord libre de la ventrale s'est allongé et tend à prendre la forme qu'il aura au stade suivant (fig. 19). Enfin, avec beau-

coup d'attention, on arrive à distinguer les ébauches à peine visibles d'un ou de deux rayons.

En résumé[1], au stade X, la ceinture scapulaire cartilagineuse est parallèle, dans presque toute son étendue, à la ceinture scapulaire fibreuse.

La ceinture cartilagineuse consiste en une tige cylindrique presque droite dont l'extrémité coracoïdienne est dilatée et aplatie en forme de raquette. La plaque basale n'est pas encore percée de trous et se trouve en parfaite continuité de substance avec la tige de la ceinture cartilagineuse.

Une série de doubles languettes mésodermiques triangulaires occupe la place des futurs rayons ; les éléments qui constituent ces languettes sont probablement les cellules mères des fibres cornées qui viennent de faire leur apparition dans toute l'étendue du limbe de la nageoire.

L'extrémité antérieure du cartilage de la ventrale est fortement dilatée et courbée du côté de la pectorale ; elle est reliée à l'extrémité symphysaire de la clavicule par un muscle qui semble bien n'être qu'un faisceau de fibres détaché du muscle de la paroi abdominale.

Dans l'embryon le plus âgé, le bord libre de la ventrale est beaucoup plus éloigné du cartilage en arrière qu'en avant, et l'on aperçoit les ébauches d'un ou de deux rayons.

La clavicule fait maintenant, avec la ligne médiane dorsale de l'embryon, un angle obtus à ouverture postérieure.

Stade XI. — Les changements que nous allons avoir à décrire concernent surtout les nageoires ventrales.

En ce qui touche les pectorales, il faut noter l'apparition d'un trou dans la plaque basale (fig. 36, tr_1). Ce trou, qui ne se forme quelquefois que plus tard, est oblong et situé à peu près à la

[1] Figures 17, 18 et 35.

hauteur du milieu de la ceinture scapulaire cartilagineuse (*cr*) ; son grand axe est orienté obliquement par rapport à cette dernière. En outre, l'extrémité coracoïdienne discoïdale de la ceinture cartilagineuse (*cd*) s'est agrandie par une prolifération intéressant la partie de son bord tournée vers l'extrémité de la clavicule. Cette dernière modification est un acheminement vers la forme particulière que revêtira la région coracoïdienne au stade suivant.

La ventrale a éprouvé divers changements que fera très bien comprendre la comparaison des figures 17 et 19. Au stade précédent, son bord libre affectait sensiblement la forme d'un segment de cercle notablement dépassé en avant par la tête du cartilage ; actuellement, le bord libre de la nageoire s'est avancé jusqu'à la partie la plus antérieure du cartilage qu'elle dépasse même un peu.

En outre, la future face inférieure de la nageoire est beaucoup plus étroite antérieurement que postérieurement.

Ce n'est pas seulement la limite de la ventrale qui s'est allongée dans sa partie antérieure, mais encore son cartilage, et l'accroissement a été tel pour ce dernier, que sa partie antérieure est arrivée au contact de l'extrémité symphysaire de la clavicule.

Nous avons vu, dans la description du stade précédent, que la clavicule faisait un angle obtus avec la ligne médiane dorsale de l'embryon.

L'ouverture de cet angle s'accentuant, l'angle droit que faisait le cartilage de la ventrale avec la partie distale de la clavicule est devenu aigu. La figure 19 permet de se rendre compte de cette particularité.

Le cartilage de la ventrale a maintenant une forme très caractéristique : c'est une lame (fig. 19, *c*) beaucoup plus longue que large et tordue sur elle-même d'environ 180 degrés, de sorte que la face inférieure de son extrémité antérieure correspond à la face supérieure de son extrémité postérieure. Ces deux extrémités sont d'ailleurs de formes très différentes : l'antérieure (*a*), qui devien-

dra l'apophyse aliforme[1] de l'adulte, est arrondie et déjà en contact avec l'extrémité symphysaire de la clavicule (*cl*), tandis que la postérieure est atténuée et libre.

Le bord inférieur du cartilage (*br*) est déjà plus épais que le supérieur. Nous verrons par la suite que c'est lui qui portera les facettes articulaires destinées aux cinq rayons articulés de la nageoire.

Le cartilage de la ventrale forme la limite interne de cette nageoire et, indépendamment de la torsion dont j'ai parlé, on remarque que son extrémité antérieure est légèrement courbée du côté externe[2] (par rapport à la ligne médiane ventrale), tandis que son extrémité postérieure présente une courbure analogue du côté interne. Cette particularité donne à l'axe de figure du cartilage la forme d'un ς très allongé.

La torsion du cartilage de la ventrale est quelquefois visible avant que cette dernière n'ait atteint le stade XI. Je l'ai observée sur des ventrales chez lesquelles le cartilage était encore à peine dilaté à son extrémité antérieure et les coupes transversales de la ventrale m'autorisent à affirmer qu'elle existe déjà au stade X ; mais elle n'est pas toujours facile à découvrir, et lorsqu'elle est encore peu considérable elle doit se trouver facilement masquée par la position que prend le cartilage sous le compresseur.

Dans l'embryon le plus âgé des deux qui ont été étudiés au stade précédent, on distinguait déjà l'ébauche du premier et même des deux premiers rayons les plus antérieurs de la ventrale. Actuellement, les quatre premiers sont ébauchés (r_1 à r_4). Chacun d'eux consiste en une petite baguette simple, affectée d'une légère courbure à concavité postérieure dont l'extrémité distale est indistinctement limitée, tandis que la proximale, nettement arrondie, se trouve en contact avec le bord épaissi du cartilage dont il a été question quelques lignes plus haut.

[1] Voir, au chapitre III, B, la description du squelette de l'adulte.

[2] Ce caractère existait déjà au stade précédent.

L'ordre d'apparition des rayons de la nageoire ventrale est très simple ; le plus antérieur se forme le premier, puis le second, le troisième et ainsi de suite jusqu'au sixième, qui se montre le dernier. Le premier rayon est déjà très avancé quand le sixième n'est encore qu'à l'état d'ébauche très simple.

La position réciproque des deux ventrales est intéressante à considérer. Leurs cartilages, qui les limitent du côté interne, font entre eux un angle aigu à ouverture postérieure ; mais comme les extrémités antérieures (fig. 19, *a*) de ces cartilages (contiguës aux extrémités symphysaires (*cl*) des clavicules) sont encore séparées par un intervalle très considérable, l'espace compris entre les deux ventrales affecte pour le moment la forme d'un trapèze, dont la plus petite base est antérieure (fig. 19). A mesure que diminuera la masse vitelline, cet espace trapézoïdal deviendra plus étroit et disparaîtra finalement par la soudure des deux nageoires sur la ligne médiane ventrale.

Un autre changement de position important à noter est celui qu'a subi la ventrale par rapport à la pectorale. Jusqu'ici, abstraction faite de la faible courbure de la région occupée sur le vitellus par les deux nageoires paires d'un même côté, on pouvait considérer sans grande erreur ces deux nageoires comme situées dans un même plan. Actuellement, il n'en est plus de même et les plans correspondant à chacune des deux nageoires paires font entre eux un angle dièdre obtus à ouverture supérieure et interne. Par contre, les deux ventrales sont maintenant situées à peu près dans le même plan et, ce plan, par suite du grand volume de la masse vitelline, est encore oblique d'avant en arrière et de haut en bas.

En résumé [1], au stade XI, la région coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse s'est agrandie et un trou oblong est apparu dans la plaque basale.

Les ventrales se sont beaucoup allongées et sont devenues beau-

[1] Figures 19 et 36.

coup plus larges postérieurement qu'antérieurement. Leurs cartilages sont tordus sur eux-mêmes d'environ 180 degrés et présentent déjà le bord inférieur épaissi qui portera plus tard les facettes articulaires destinées aux rayons articulés. L'extrémité antérieure arrondie de chaque cartilage est articulée avec la clavicule correspondante.

Les quatre rayons les plus antérieurs de la ventrale sont apparus sous la forme de petites baguettes courbes en contact avec le cartilage par leur extrémité interne arrondie.

Les deux ventrales sont encore séparées par un intervalle trapézoïdal ; leur face inférieure fait un angle dièdre obtus avec le plan de la pectorale correspondante.

Stade XII. — La nageoire pectorale a subi d'importantes modifications depuis le dernier stade.

La clavicule s'est beaucoup allongée (fig. 37, *ec*) et possède maintenant une très mince frange qui n'a pu être représentée sur la figure 37, parce que dans les embryons vivants elle a le même indice de réfraction que les parties molles qui l'entourent.

La post-clavicule (*pcl*) a fait son apparition sous la forme d'une très petite baguette réfringente située au-dessus de la région scapulaire de la ceinture cartilagineuse.

La ceinture cartilagineuse affecte à présent une forme qui mérite une description détaillée. Sa partie somatique (*cr*) est toujours une tige cylindrique à peu près rectiligne, mais ses extrémités se sont modifiées d'une manière intéressante.

L'extrémité coracoïdienne (ou interne) est fortement dilatée et recourbée de manière à épouser la direction générale de la partie correspondante de la clavicule (*pi*) ; elle se prolonge en un appendice grêle en forme d'ergot qui termine en dedans la ceinture cartilagineuse (*pm*). On peut retrouver dans cette région coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse les parties qui la constituent d'ordinaire chez les embryons des Téléostéens.

L'appendice en forme d'ergot (*pm*) correspond à la partie que

C. Emery (3) a décrite sous le nom de *processus médian* (procoracoïde de Gegenbaur). Cette partie est bien développée ici ; mais la compression qu'on a dû faire subir à la pièce qui a servi à dessiner la figure 37, a légèrement altéré ses rapports de position avec l'extrémité symphysaire de la clavicule, car elle devrait être étroitement appliquée contre cette dernière.

Contrairement au processus médian, le *processus inférieur*, si développé chez un grand nombre de Téléostéens, est à peine représenté ici par une éminence arrondie, large et très peu saillante (*pi*).

L'extrémité scapulaire ou externe de la ceinture cartilagineuse, recourbée d'abord vers la clavicule, se plie ensuite à angle droit du côté de la plaque basale. Il résulte de là que cette extrémité affecte la forme d'un accent circonflexe dont l'ouverture est tournée vers la plaque basale et le sommet contigu à la clavicule (*sl*).

Il est intéressant de comparer la ceinture cartilagineuse telle que je viens de la décrire, à celle des poissons que C. Emery a étudiés dans sa belle monographie du *Fierasfer*.

La ceinture cartilagineuse des *Fierasfer acus* et *dentatus*, aussi bien chez l'adulte que chez l'embryon, diffère beaucoup de celle du Cycloptère. Ce qui frappe tout d'abord chez ce dernier, c'est l'atrophie considérable de la ceinture par rapport à la plaque basale et, en second lieu, l'absence à peu près totale du processus inférieur (comparer notre figure 37 avec les figures 35 à 38 de C. Emery).

Ces deux caractères se retrouvent avec une remarquable identité dans la pectorale d'un jeune *Gobius* figurée par Emery. La ceinture (Emery, fig. 43) est frappée d'une atrophie considérable ; le processus médian (*m*) ou procoracoïde est allongé, styliforme, appliqué contre la clavicule comme dans le *Cyclopterus*, tandis que le processus inférieur (*i*), presque nul, est cependant indiqué par une petite dent insignifiante qui, chez le Cycloptère, n'existe plus que comme une saillie arrondie peu considérable (*pi*, fig. 37).

Il n'est pas inutile de rappeler, à propos de cette identité de structure entre les ceintures cartilagineuses embryonnaires du *Gobius* et

du *Cyclopterus*, que, dans sa classification, Günther place à côté l'une de l'autre la famille des Gobiidæ et celle des Discoboli.

Dans la pectorale qui nous occupe (fig. 37), la plaque basale (*pb*) n'a subi aucun changement important depuis le dernier stade. L'unique trou (tr_1) qu'elle comporte s'est agrandi dans le sens proximo-distal.

Les rayons (*r*) sont maintenant bien près d'atteindre leur constitution définitive. Leur extrémité proximale est double ; elle comporte deux tiges réfringentes, séparées l'une de l'autre sur une longueur plus ou moins grande, quelquefois légèrement renflées et libres sur une très courte longueur. Du côté distal, chaque rayon se présente comme un faisceau de fibres cornées parfaitement isolé de ceux qui l'avoisinent, sans aucune trace d'articulations transversales.

Cet état des rayons est précédé par un état intermédiaire dans lequel les languettes mésodermiques, beaucoup plus développées qu'elles ne l'étaient au stade X, sont visibles sur le frais, et où les fibres cornées, au lieu d'être également réparties dans toute l'étendue du limbe de la nageoire comme au stade X, commencent à se réunir en faisceaux correspondant aux languettes mésodermiques et, par suite, aux futurs rayons. La condensation allant encore plus loin, les faisceaux s'isolent complètement les uns des autres.

Le stade de la pectorale que je viens de décrire correspond à deux états de la ventrale que je vais examiner successivement.

α. — La figure 20 permettra de suivre la description du premier état.

Les ventrales ont augmenté de dimensions, aussi bien dans le sens de la largeur que dans celui de la longueur ; leurs bords internes se sont beaucoup rapprochés et ne sont plus séparés que par un espace de forme à peu près rectangulaire beaucoup plus long que large. La forme des nageoires a peu changé ; cependant, il faut noter le contour arrondi de leur angle postéro-interne qui n'existait pas précédemment.

Les cartilages ont notablement progressé. Le contour de l'apophyse aliforme (*a*), d'arrondi qu'il était, est devenu trapézoïdal; le bourrelet (*br*) sur lequel s'articulent les rayons s'est beaucoup allongé ; antérieurement, il se prolonge jusque sur l'apophyse aliforme (*a*). Le corps du cartilage s'est développé, mais il est encore mince et étroit et son bord interne n'est pas encore taillé en biseau.

Les six rayons (r_1 à r_6) sont formés, mais ils sont encore loin d'avoir atteint leur taille relative et leur forme définitive. Chacun d'eux est double, c'est-à-dire composé de deux baguettes accolées, de forme et de dimensions très différentes.

β. — Le second état des ventrales est représenté par la figure 21 qui permet de constater que les dimensions de ces nageoires se sont encore accrues. En outre, l'intervalle qui les séparait a disparu et elles se sont accolées sur la ligne médiane ventrale. Le disque adhésif, caractéristique du *Cyclopterus*, se trouve dès maintenant constitué.

En avant, les bords libres des deux ventrales se sont soudés sans donner lieu à aucun accident dans la forme du contour antérieur du disque ; mais, postérieurement, cette soudure a donné naissance à une échancrure (*e*) résultant de la forme arrondie de l'angle postéro-interne des nageoires ventrales. D'ailleurs, le processus de l'accolement n'en est encore qu'à son début, car les cartilages n'ont encore aucun point de contact et il en est de même pour les clavicules (*cl*) avec lesquelles ils s'articulent.

D'importants changements de forme se sont opérés dans les cartilages en même temps que leurs dimensions se sont accrues dans tous les sens. L'apophyse aliforme (*a*) s'est considérablement élargie antérieurement et s'achemine vers sa forme définitive. Le bourrelet (*br*) avec lequel s'articulent les rayons s'est prolongé en avant et fait saillie sur le bord interne du cartilage sous la forme d'une pointe aiguë (*b*), qui deviendra bientôt l'apophyse en forme de bâton (Stabfortsatz) de Rathke (1). Le corps du cartilage s'est épaissi et son bord interne est taillé en un biseau incliné de dehors en dedans et de bas

en haut (*c*). Les rayons se sont accrus dans tous les sens ; ils n'ont pas tous la même forme ni la même orientation, mais la description de ces différences trouvera mieux sa place au stade suivant.

L'embryon, possesseur de la ventouse que je viens de décrire, n'est pas encore éclos ; mais si on l'extrait de sa coque, il peut déjà se fixer sur des corps très lisses. Il faut dire cependant que dans ces conditions, la fixation s'opère difficilement, et le jeune poisson est souvent obligé de faire plusieurs tentatives infructueuses avant de voir ses efforts couronnés de succès.

En résumé[1], au stade XII, la ceinture scapulaire cartilagineuse se compose d'une partie somatique cylindrique presque droite, terminée en dedans par une extrémité coracoïdienne dilatée qui présente deux apophyses : l'une, affectant la forme d'un ergot grêle, représente le processus médian de C. Emery et le procoracoïde de Gegenbaur ; l'autre, arrondie et très peu saillante, correspond au processus inférieur de C. Emery. L'extrémité scapulaire de la ceinture est pliée en accent circonflexe à ouverture externe.

La post-clavicule a fait son apparition.

Les rayons de la pectorale ne sont pas encore articulés, mais leur extrémité proximale est déjà fendue et composée de deux baguettes réfringentes plus ou moins inégales. Du côté distal, ces baguettes se résolvent en deux faisceaux de fibres cornées confondus en un seul dans leur partie terminale.

Dans leur état le plus avancé (β), les ventrales sont accolées sur la ligne médiane abdominale et forment un disque adhésif encore légèrement échancré postérieurement.

Les cartilages n'ont encore aucun point de contact et leurs apophyses aliformes s'acheminent rapidement vers leur état définitif (fig. 21). Le bourrelet qui porte les rayons se prolonge en avant sous la forme d'une pointe qui deviendra bientôt l'apophyse en forme de

[1] Figures 20, 21 et 37.

bâton. Le corps du cartilage est développé; son bord interne est taillé en biseau.

Stade XIII. — Les progrès correspondant au stade XIII, qui coïncide avec l'éclosion de l'embryon, sont particulièrement intéressants.

La ceinture fibreuse s'est compliquée par l'apparition de trois pièces claviculaires : deux supra-clavicules et une post-clavicule. En même temps, la clavicule a subi des modifications qui rapprochent beaucoup sa forme de celle qu'elle a chez l'adulte. Il nous faut donc reprendre sa description avant de passer à celle des clavicules accessoires.

La *clavicule* (*ec*, *ec'*, fig. 38) consiste en une tige épaisse, très réfringente, présentant une forte courbure à concavité antérieure et portant en certains points une frange mince plus ou moins large.

Du côté de son extrémité supérieure (*ec*), la frange consiste en une lamelle grossièrement triangulaire complètement rejetée sur le côté convexe de la tige réfringente ; vers l'extrémité inférieure, au contraire, la frange règne sur les deux bords de la tige et forme une palette dont le plan est orienté perpendiculairement à celui que forme la frange de l'extrémité supérieure (*ec'*). L'extrémité inférieure de la clavicule se trouve ainsi arrondie, tandis que son extrémité supérieure se termine en pointe aiguë.

Je passe maintenant à la description des *supra-clavicules*. Quand on a réussi à isoler la ceinture scapulaire fibreuse et à la dépouiller de toutes les parties opaques qui masquent sa structure (ce qui n'est pas chose facile), on aperçoit dans sa région dorsale une tige réfringente très ténue, formant avec celle de la clavicule un angle obtus à ouverture antérieure. Cette tige, articulée vers le milieu de sa longueur, représente l'ensemble des deux supra-clavicules.

La *supra-clavicule inférieure* (scapulaire, Cuvier) est, à ce stade, une petite baguette dont l'extrémité supérieure est très légèrement renflée en massue, tandis que l'inférieure, aplatie et faiblement dilatée,

est appliquée sur la face externe de l'extrémité supérieure de la clavicule (scl_2).

La *supra-clavicule supérieure* (surscapulaire, Cuvier) est à peu près de même longueur que l'inférieure, mais elle diminue graduellement de diamètre de bas en haut. En outre, son pied se prolonge en un long ergot courbe, grêle, dirigé en bas parallèlement à la tige réfringente de la clavicule (scl_1).

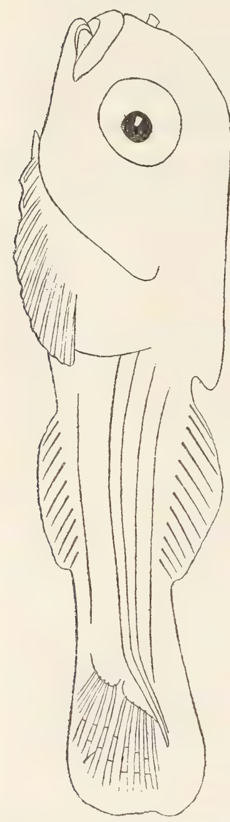


Fig. 7.— Embryon de *Cyclopterus lumpus*, long de 6mm,5, quelques jours après l'éclosion. (Stade XIII) [× 16].

Il est probable que les supra-clavicules présentent de petites franges extrêmement minces ; mais si ces franges existent, leur grande transparence m'a empêché de les distinguer du fond relativement opaque (cartilages crâniens, pigment, etc.) sur lequel elles se projettent toujours dans les préparations.

Les supra-clavicules n'apparaissent que longtemps après la clavicule et lorsque cette dernière est déjà très complexe. Cette remarque a son importance, car elle montre que l'absence de supra-clavicules, qui s'observe chez certains Téléostéens, tels que les *Muræna*, s'explique par un arrêt de développement.

En outre, l'articulation de la supra-clavicule inférieure avec la clavicule a lieu par simple juxtaposition et ne présente aucune solidité au moment de l'apparition des supra-clavicules, ce qui rend même très délicate la préparation de la ceinture scapulaire fibreuse dans son intégrité.

La conséquence qui se dégage de ces deux faits et qui me semble indiscutable, c'est que les supra-clavicules se forment aux dépens d'une ébauche complètement indépendante de la clavicule.

Il y a plus, dans les pièces les plus jeunes, les rudiments des deux supra-clavicules s'articulent bout à bout, et quoique leur limite sépa-

rative soit assez distincte, il est cependant impossible de les séparer l'un de l'autre sans les briser. Pour parvenir à les dissocier, il est nécessaire de les laisser séjourner pendant plusieurs heures dans une forte solution de potasse caustique.

Il est donc très probable que les deux supra-clavicules non seulement prennent naissance indépendamment de la clavicule, mais en outre qu'elles se forment aux dépens d'une ébauche unique se dédoublant secondairement au moment de l'apparition des parties dures.

S'il en est réellement ainsi, la supra-clavicule unique, qu'on rencontre chez certains Téléostéens (*Lophius*, Siluridés, etc.), doit être considérée comme étant l'homologue, non pas de l'une des deux supra-clavicules, mais de leur ensemble.

La *post-clavicule* déjà apparue au stade précédent, par conséquent un peu avant les supra-clavicules, est une petite baguette presque droite, un peu atténuée à ses deux extrémités, très lâchement articulée par simple juxtaposition avec la face interne de la clavicule, un peu au-dessus du point où la supra-clavicule inférieure se fixe sur sa face externe (*pcl*).

Les raisons qui m'ont fait considérer les supra-clavicules comme tirant leur origine d'une ébauche complètement indépendante de la clavicule, s'appliquent rigoureusement à la post-clavicule, de telle sorte que si mes conclusions sont justes, la ceinture scapulaire fibreuse du Cycloptère se formerait aux dépens de trois ébauches indépendantes apparaissant successivement dans l'ordre suivant : la *clavicule* (déjà visible au stade VII), puis la *post-clavicule* (apparue au stade XII), et enfin l'ensemble des deux *supra-clavicules* (datant du stade XIII).

La description qui précède se rapporte à des embryons de $6^{mm},25$ à $6^{mm},50$. Avant d'achever la description de la pectorale et de la ventrale correspondant à ce stade, il est utile de voir ce que deviennent les clavicules accessoires chez des embryons un peu plus âgés ayant atteint une longueur d'environ 7 millimètres.

Chez ces derniers, toutes les dimensions de ces pièces fibreuses se sont accrues. La post-clavicule consiste toujours en une baguette atténuée à ses deux extrémités. Quant aux supra-clavicules, elles sont beaucoup plus épaisses qu'auparavant ; en outre, le bord antérieur de la supérieure et le bord postérieur de l'inférieure portent chacun un large prolongement lamelleux très mince ; celui de la supra-clavicule supérieure est dirigé obliquement de haut en bas et d'arrière en avant ; il correspond d'ailleurs à l'appendice en forme d'ergot grêle que nous avons décrit chez l'embryon de 6 millimètres. Il résulte de ces faits que déjà, à cet âge, la supra-clavicule supérieure se trouve située en avant et au-dessous de l'inférieure.

Revenons maintenant aux embryons les plus jeunes pour achever la description des particularités que présentent leurs nageoires paires et tout d'abord leur pectorale.

La forme de la *ceinture cartilagineuse* (*cr*) est restée sensiblement la même ; mais dans sa partie scapulaire ou proptérygienne (*sl*) s'est creusé un large trou séparé seulement de la clavicule par une étroite marge cartilagineuse (*ts*), c'est le *trou scapulaire*.

La *plaque basale* (*pb*), qui jusqu'ici n'était percée que d'un seul trou, en porte maintenant trois. Les deux trous formés en dernier lieu (tr_2, tr_3) sont situés entre le premier (tr_1) et la partie scapulaire de la ceinture cartilagineuse ; ils affectent la même forme que le premier et leur grand axe est orienté de la même manière. Le plus petit des trois (tr_3), probablement formé le dernier, est celui qui se trouve le plus près de la région scapulaire (*sl*) de la ceinture, tandis que le plus grand (tr_1) (apparu le premier) est le plus rapproché de la région coracoïdienne.

La plupart des *rayons de la pectorale* (*r*) sont divisés en segments par des articulations transversales. Le nombre de ces segments peut aller jusqu'à trois chez les embryons les plus jeunes, et jusqu'à cinq chez les plus âgés.

Les rayons les plus inférieurs de la pectorale dépassent, vers le

bas, le plan de la face inférieure du disque adhésif ; aussi, pour permettre à ce dernier de se coller, ont-ils été obligés de se relever horizontalement en dehors. Il résulte de là que la pectorale, au lieu d'être sensiblement plane et verticale, se trouve composée de deux parties : l'une supérieure, très considérable, verticale (*pv*, fig. 22), et l'autre, beaucoup plus restreinte, horizontale (*ph*).

Nous allons, maintenant, aborder la description des nageoires ventrales, c'est-à-dire du disque de l'embryon du stade XIII (6 millimètres à $6^{mm},5$).

Actuellement, le cartilage de la ventrale diffère très peu de ce qu'il sera chez l'adulte (fig. 22 à 25). Il est constitué par une lame épaisse, que nous appellerons le *corps* (*c*) et qui présente deux bords, deux faces et trois apophyses principales.

La face inférieure est concave, limitée en dedans par un bord droit taillé en un biseau dirigé de bas en haut et de dehors en dedans et terminé en pointe aiguë aussi bien antérieurement que postérieurement.

En dehors, la face inférieure du corps du cartilage est limitée par un rebord convexe, renflé en un épais bourrelet portant cinq facettes articulaires, ovales, aplaties (*fa*), occupant le sommet de cinq protubérances tronconiques, dirigées obliquement d'avant en arrière, de haut en bas et de dedans en dehors. La première facette (la plus antérieure) est plus petite que la seconde, qui elle-même est moins développée que les suivantes.

Le bourrelet porteur des facettes articulaires se prolonge en avant, au delà du corps du cartilage et, non loin de ce dernier, il se bifurque. Sa partie supérieure (*a*) s'épanouit en une lame extrêmement large, trapézoïdale, diminuant graduellement d'épaisseur d'arrière en avant et constituant l'apophyse aliforme de Rathke (Flügelfortsatz) ; sa partie inférieure (*b*), au contraire, prend la forme d'une tige grêle, atténuée en pointe antérieurement, dirigée obliquement en avant et en dedans, allant s'articuler avec sa symé-

trique. C'est l'apophyse en forme de bâton de Rathke (Stabfortsatz).

Le plan de la face inférieure du corps du cartilage est sensiblement horizontal, tandis que celui de l'apophyse aliforme est oblique de bas en haut, de dedans en dehors et d'arrière en avant. Cette disposition particulière résulte de la torsion que nous avons vu se produire dans le cartilage très peu de temps après son apparition au milieu de l'ébauche de la nageoire ventrale. Cette torsion est d'environ 140 degrés et elle a eu pour résultat de rendre externe la face de l'apophyse aliforme qui, sans cela, aurait été supérieure.

La face supérieure du corps du cartilage porte une apophyse en forme de pyramide (*p*, fig. 23, 24 et 25), extrêmement saillante, un peu aplatie latéralement et dont l'axe est un peu oblique de bas en haut, de dedans en dehors et d'arrière en avant : c'est l'apophyse pyramidale (Pyramidenfortsatz) de Rathke.

Les rayons de la ventrale sont maintenant très développés et méritent une description détaillée (r_1 à r_6, fig. 22).

Tous ces rayons sont doubles, c'est-à-dire composés de deux baguettes accolées et même soudées sur une certaine partie de leur longueur. Ordinairement, chez les Poissons, ces deux baguettes sont de même forme ; mais, ici, c'est le contraire et, en outre, la baguette supérieure est constamment plus courte et plus grêle que l'inférieure.

Les deux baguettes, constituant ainsi chacun des rayons de la nageoire ventrale, ne sont d'ailleurs en contact que du côté distal ; du côté proximal, elles sont séparées par un espace angulaire plus ou moins considérable.

Généralement, le bord de l'os de la nageoire pénètre dans l'angle que font entre elles les deux parties constituantes du rayon, et ce dernier se trouve alors placé à cheval sur le bord osseux en question. Ici, la disposition est toute différente : les rayons ne sont plus à cheval sur le bord du cartilage et leurs parties inférieures seules sont en rapport avec ce dernier, leurs parties supérieures étant tout au plus assez longues pour atteindre le bord externe du cartilage.

Dans chaque rayon, la partie inférieure, beaucoup plus volumineuse que l'autre, consiste en une tige courbe, à concavité postérieure, dont l'extrémité proximale est conformée en une sorte de tête triangulaire, épaisse, plus ou moins longue, séparée du corps du rayon par un étranglement insignifiant ou même nul sur les deux premiers rayons, mais très considérable sur les rayons les plus postérieurs.

Chaque rayon ayant la forme d'un arc à concavité postérieure, si l'on considère la position qu'occupent les cordes de ces arcs par rapport à la ligne médiane ventrale du disque, on remarque que la corde du premier rayon (r_1) forme, avec cette ligne, un angle aigu presque droit, à ouverture postérieure. L'angle formé par la corde du second rayon est un peu plus petit ; celui de la corde du troisième rayon encore plus aigu, et ainsi de suite jusqu'au dernier (r_6), dont la corde est presque parallèle à la ligne médiane ventrale du disque.

Il y a d'assez grandes différences de forme et de dimension entre les divers rayons de la ventrale ; mais l'inspection de la figure 22 les fera mieux comprendre qu'une longue description, quelque claire qu'elle soit. Je ferai cependant remarquer que les deux premiers rayons sont simples, tandis que les quatre derniers présentent déjà chacun une articulation (*ar*).

A la fin du dernier stade, le bord du disque, abstraction faite de son échancrure postérieure, ne portait aucun sinus (fig. 21) ; actuellement, sa moitié postérieure présente, de chaque côté, quatre saillies arrondies, correspondant chacune à l'un des quatre rayons postérieurs articulés et séparées par des sinus peu profonds (*bd*, fig. 22).

La semelle du disque adhésif n'est plus complètement lisse. Depuis peu sont apparues de petites plaques épidermiques polygonales, réunies par groupes (*pe*). Ceux-ci, au début, étaient plus ou moins arrondis et situés au-dessous de l'extrémité de chacun des rayons ; maintenant, ils s'élargissent, se déforment et se fusionnent, comme il est indiqué sur le côté droit de la figure 22. En

outre des deux séries de six groupes de plaques situées l'une à droite, l'autre à gauche, on trouve encore deux groupes médians : un antérieur, de forme compliquée, placé au-dessous de la région occupée par les apophyses en forme de bâton, et un postérieur, plus ou moins ovale, situé entre les deux rayons les plus postérieurs.

Ces deux groupes complètent, avec les douze précédemment décrits, une courbe ovalaire, assez distante du bord postérieur du disque et presque tangente à son bord antérieur.

En résumé[1] : la *post-clavicule* apparaît longtemps après la clavicule et lorsque cette dernière est déjà très rapprochée de la forme qu'elle possède chez l'adulte ; son ébauche est complètement indépendante de celle de la clavicule.

Les *supra-clavicules* apparaissent en dernier lieu après la post-clavicule. Elles se forment aux dépens d'une ébauche unique indépendante de celle de la clavicule.

La forme de la ceinture cartilagineuse n'a subi que très peu de changements ; un large trou est apparu dans la région scapulaire.

La plaque basale porte maintenant trois trous au lieu d'un ; les deux derniers se sont formés entre le premier et la région scapulaire.

La plupart des rayons de la pectorale sont, dès maintenant, articulés.

Le cartilage de la ventrale présente actuellement, bien développées, les trois apophyses qu'il possédera chez l'adulte. Son bord externe, renflé en bourrelet, porte cinq facettes articulaires destinées aux cinq rayons les plus postérieurs.

Les quatre rayons postérieurs, seuls, sont articulés. Dans tous les rayons, la baguette inférieure est de beaucoup la plus épaisse et la plus longue ; elle est seule en rapport avec le cartilage de la nageoire.

La semelle du disque adhésif porte une couronne formée de quatorze petits groupes de plaques épidermiques déjà plus ou moins fusionnés; deux de ces groupes occupent la ligne médiane, les

[1] Figures 22, 23, 24, 25, 26 et 38.

douze autres correspondent chacun à l'un des rayons des deux nageoires formant le disque.

Stade XIV. — Ce stade correspond à l'état des nageoires paires chez l'adulte. Je ne me suis arrêté qu'à la description de leur squelette et je l'ai reportée à la fin du chapitre suivant, immédiatement après le résumé relatif au développement des nageoires.

III

SQUELETTE DES NAGEOIRES PAIRES CHEZ L'EMBRYON ET CHEZ L'ADULTE[1].

Tous les faits relatifs au développement du squelette des nageoires paires du *Cyclopterus* ont été exposés dans le chapitre consacré à la description des divers stades par lesquels passe l'embryon pour arriver à l'état adulte ; mais, pour faciliter la compréhension de cette importante question, j'ai cru devoir réunir ici, en une description ininterrompue, tout ce qui a trait au développement du squelette des membres, en donnant pour suite naturelle à cette description celle du squelette des nageoires de l'adulte.

A. *Embryon.*

De toutes les parties qui constituent le squelette des membres pairs du *Cyclopterus lumpus*, c'est le cartilage du membre antérieur qui apparaît le premier.

Dans l'embryon arrivé au stade VI, ce cartilage se présente comme une lame épaisse occupant la partie profonde de la nageoire et située à peu près à égale distance de ses deux parois. Quoique cette plaque cartilagineuse soit très facile à distinguer sur les coupes transversales de la nageoire, il est impossible de tracer la limite précise qui la sépare du tissu embryonnaire dans lequel elle est plongée, surtout sur ses bords proximal et distal (fig. 42, *rc*).

[1] La première partie (A) de ce chapitre n'est que le résumé des faits relatifs au développement du squelette exposés au cours de la description des stades VI à XIII.

Chez un embryon seulement un peu plus âgé, un important changement commence à se produire. Il consiste en ce que le bord proximal de la plaque cartilagineuse se renfle de manière à devenir un cordon cylindrique un peu plus épais que le reste de l'organe (fig. 3, p. 374). Le rudiment squelettique unique du membre antérieur comporte donc dès à présent deux parties distinctes. La première, constituée par le bourrelet proximal, représente la première ébauche de la *ceinture scapulaire cartilagineuse* (*cr*), tandis que la seconde, formée du reste de la lame cartilagineuse, n'est autre chose que l'ébauche du cartilage de l'*extrémité* ou *nageoire pectorale proprement dite.* Cette ébauche donnera naissance aux *pièces basales* de l'adulte; aussi la désignerai-je sous le nom de *plaque basale* (*pb*).

Au stade suivant (VII) se développe un nouvel organe appartenant encore au membre antérieur; c'est le rudiment de la *clavicule*, la pièce la plus importante de la *ceinture scapulaire fibreuse* (fig. 4, *ec*, p. 379).

Ce rudiment claviculaire consiste en un cordon de cellules sensiblement rectiligne dont l'axe est occupé par une tige réfringente extrêmement mince, qui est peut-être le produit de la sécrétion des cellules formant sa gaine.

La tige réfringente est encore invisible sur les préparations à plat; mais le cordon de cellules qui l'entoure est très facile à distinguer. Il forme une bandelette dont l'extrémité interne seule est en continuité de substance avec la partie arrondie (supérieure chez l'adulte) de la pectorale. En ce point, elle est en contact avec l'extrémité scapulaire de l'ébauche de la ceinture cartilagineuse; mais, à partir de là, elle s'éloigne progressivement de cette dernière en faisant avec elle un angle de 40 à 50 degrés à ouverture externe. Il en résulte que son extrémité symphysaire est très éloignée de l'extrémité coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse (fig. 13, *ec*).

A mesure que progresse la pectorale, l'ébauche de la clavicule augmente de volume et l'angle qui la sépare de la future ceinture cartilagineuse devient de plus en plus petit.

En même temps, le cartilage du membre antérieur s'élargit et se différencie de plus en plus du tissu embryonnaire environnant. Nous arrivons ainsi au stade IX qui mérite une courte description.

Comme le montre la figure 16, l'ébauche de la clavicule (*ec*), dont l'extrémité externe s'est légèrement recourbée en avant, s'est beaucoup rapprochée de celle de la ceinture cartilagineuse. La tige réfringente, qui forme sa partie axiale, n'est pas encore visible sur les préparations à plat ; mais, sur les coupes transversales, elle présente maintenant une section ovale égale au tiers ou même à la moitié de celle de la baguette cartilagineuse scapulaire.

Le cartilage du membre antérieur, considérablement accru, présente des contours très bien arrêtés. L'ébauche de la ceinture scapulaire a une section transversale ovale ; elle est en continuité de substance avec la plaque basale qui s'amincit progressivement dans le sens proximo-distal (fig. 6, p. 389).

Pendant que s'opèrent ces transformations, le cartilage de la ventrale fait son apparition. C'est une tige à section transversale circulaire un peu renflée antérieurement, s'étendant dans la moitié antérieure de la nageoire qu'elle dépasse un peu antérieurement, et sans limite précise la séparant du tissu embryonnaire environnant.

Plus tard, la clavicule, augmentant beaucoup de volume, devient visible même sur les pièces fixées et colorées (stade X, fig. 17). En même temps, l'angle qui la sépare de la ceinture cartilagineuse s'annule et cette dernière, examinée sur le frais (fig. 35), se montre constituée par une tige presque droite, dont l'extrémité interne ou coracoïdienne est dilatée en forme de raquette ; l'extrémité externe ou scapulaire se continuant insensiblement avec la plaque basale sans rien présenter de particulier.

La partie coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse ne reste pas longtemps dans l'état que je viens de décrire ; elle s'agrandit bientôt par une active prolifération intéressant la partie de son bord, tournée vers l'extrémité de la clavicule (fig. 36), pendant que

la plaque basale se perce d'un trou oblong à grand axe oblique (stade XI).

Les modifications dont il vient d'être question coïncident avec d'importants changements survenus dans le cartilage de la nageoire ventrale. Ce dernier consiste maintenant en une lame, beaucoup plus longue que large (fig. 19, *c*), tordue sur elle-même, d'environ 140 degrés. Son extrémité antérieure arrondie (*a*), destinée à devenir l'apophyse aliforme de l'adulte, est déjà en contact avec l'extrémité symphysaire de la clavicule et son bord inférieur commence à s'épaissir dans sa région moyenne (*br*).

Encore un pas et nous parvenons au stade XII qui marque une étape intéressante dans l'histoire du squelette des nageoires (fig. 37).

La partie somatique de la ceinture cartilagineuse consiste toujours en une tige cylindrique à peu près rectiligne (*cr*), mais son extrémité coracoïdienne, dilatée et recourbée de manière à épouser la direction générale de la partie correspondante de la clavicule, se prolonge en un appendice grêle en forme d'ergot (*pm*) qui correspond à la partie à laquelle Gegenbaur a donné le nom de *procoracoïde* et que C. Emery a appelée *processus médian*.

La partie externe arrondie de la région coracoïdienne (*pi*), à peine saillante ici, représente le *processus inférieur* de C. Emery, si développé dans la pectorale d'un grand nombre de Poissons osseux.

Quant à l'extrémité scapulaire de la ceinture cartilagineuse (*sl*), elle est repliée en accent circonflexe à ouverture externe.

Le cartilage de la ventrale, pendant le stade XII, passe successivement par les formes représentées figures 20 et 21.

Dans la première forme, l'apophyse aliforme (*a*) a acquis un contour trapézoïdal et le corps du cartilage (*c*) s'est développé, mais il est encore très mince. Dans la seconde, l'apophyse aliforme s'est accrue dans des proportions considérables ; en outre, le bourrelet sur lequel s'articulent les rayons (*br*) se prolonge en avant, au delà du bord interne du cartilage, en formant le rudiment de l'apophyse en forme de bâton (*b*); enfin, le corps du cartilage s'est épaissi et son

bord interne est taillé en un biseau dirigé de dedans en dehors et de bas en haut.

Le dernier stade (XIII) correspond à des modifications fort importantes qui préparent les changements définitifs conduisant au squelette de l'adulte (fig. 38).

De larges franges minces se sont développées en diverses régions de la tige réfringente constituant la clavicule, de sorte que cette dernière diffère fort peu dès maintenant de ce qu'elle sera chez l'adulte (*ec*, *ec'*).

La post-clavicule (*pcl*), déjà visible au stade XII, consiste actuellement en une mince baguette très lâchement articulée par simple juxtaposition avec la face interne de l'extrémité dorsale de la clavicule.

Les deux supra-clavicules (scl_1, scl_2) viennent de faire leur apparition et sont bien en retard relativement à la clavicule. Ce sont de simples baguettes réfringentes, prolongées par une très mince frange disposée antérieurement dans la supra-clavicule supérieure et postérieurement dans l'inférieure. Cette dernière est lâchement articulée, par simple juxtaposition, avec la face externe de l'extrémité dorsale de la clavicule, un peu au-dessous du point où se fixe la post-clavicule.

La ceinture cartilagineuse (*cr*) n'a pas beaucoup changé ; elle semble cependant moins épaisse qu'auparavant par rapport à la plaque basale. Un large trou s'est creusé dans sa partie scapulaire (*ts*).

La plaque basale (*pb*) est maintenant percée de trois trous (tr_1, tr_2, tr_3), dont les dimensions augmentent de la région scapulaire vers la région coracoïdienne.

Le cartilage de la nageoire ventrale diffère fort peu de ce qu'il deviendra chez l'adulte; c'est une épaisse lame demi-circulaire, à face inférieure concave, à face supérieure prolongée en une longue apophyse pyramidale, dont le bord externe porte cinq facettes articulaires destinées aux cinq rayons les plus postérieurs et qui se

prolonge en avant par deux apophyses volumineuses : l'une triangulaire, aplatie, l'autre pointue, en forme de bâtonnet, articulée sur la ligne médiane avec celle du cartilage opposé. Je renvoie d'ailleurs au chapitre consacré à l'étude du stade XIII pour la description détaillée du cartilage dont il s'agit.

B. *Adulte.*

La *clavicule* (*huméral* de Cuvier) de l'adulte est un os volumineux qu'on peut décrire comme une lame atténuée en pointe supérieurement et se dilatant progressivement jusque vers son extrémité inférieure, qui se termine par un bord arrondi (fig. 39, *cl*).

Cette lame est légèrement tordue sur elle-même et, en outre, courbée en forme d'arc à concavité antérieure. L'une de ses faces est antérieure (*fa*) et forme le bord postérieur de l'orifice de l'*ouïe;* l'autre, qui est postérieure, porte deux appendices lamellaires qui lui sont perpendiculaires. Le premier de ces appendices (*as*) s'étend le long du bord externe de l'extrémité supérieure de la lame principale; c'est sur lui que s'articulent la post-clavicule et la supra-clavicule inférieure; le second, beaucoup plus épais que le premier, prend naissance sur le bord interne de la partie inférieure de la lame et s'incurve en dehors, de manière à atteindre le milieu de la face postérieure de cette dernière (*ai*).

La *post-clavicule* (*pcl*) (*coracoïdien* de Cuvier) est unique; c'est une tige fusiforme articulée avec la face interne de la lamelle accessoire supérieure de la clavicule; elle est dirigée de haut en bas et concave en dedans.

La *supra-clavicule inférieure* (scl_2) (*scapulaire* de Cuvier) est articulée avec la lamelle accessoire supérieure de la clavicule un peu au-dessous du point où se fixe la post-clavicule, mais sur la face externe de la lamelle.

Elle porte à son extrémité libre la *supra-clavicule supérieure* (scl_1) (*surscapulaire* de Cuvier) qui s'articule, d'autre part, avec le crâne.

Les parties qu'il nous reste à décrire : *scapulaire*, *coracoïdien* et

basales, toutes primitivement cartilagineuses, sont généralement remplacées par des os chez les Téléostéens adultes. Dans le Cycloptère, au contraire, ces pièces restent à l'état cartilagineux jusque chez l'adulte, et c'est à peine si quelques-unes de leurs parties ont subi un commencement d'ossification.

La ceinture scapulaire cartilagineuse (scapulaire et coracoïdien) diffère notablement de ce qu'elle était chez l'embryon du stade XIII (fig. 40).

Le *scapulaire* (*sl*) se compose d'une partie très épaisse triangulaire, percée d'un large trou (*ts*) et présentant un centre d'ossification étoilé peu étendu. L'un des côtés du triangle, le côté supérieur, se trouve en continuité avec le bord qui porte les rayons; le dernier rayon est même articulé sur l'extrémité distale de ce bord. Le côté inférieur du même triangle s'articule sur toute sa longueur avec la plus grande des pièces basales (b_4) ; il présente une échancrure correspondant à une échancrure semblable de la basale et c'est ainsi que se trouve formé le plus supérieur des trous de la plaque basale (tr_3).

Le troisième côté du triangle cartilagineux scapulaire se prolonge vers le bas en une longue tige cartilagineuse (*cr*) qui s'articule successivement avec chacune des quatre pièces basales. La partie de cette tige qui s'articule avec les deux basales supérieures est large, tandis que celle qui lui fait suite vers le bas et qui s'articule avec les deux basales inférieures est beaucoup plus étroite.

Le cartilage scapulaire s'articule en outre avec la clavicule. La face externe de sa partie triangulaire est en partie accolée à la lame accessoire supérieure de cet os (fig. 39), tandis que son bord antérieur est articulé avec la face postérieure de ce dernier. Quant à la tige qui prolonge vers le bas la tête triangulaire du scapulaire, elle s'articule sur presque toute sa longueur avec la face externe de la lame accessoire inférieure de la clavicule. En outre, son extrémité inférieure, très mince, s'articule avec l'extrémité supérieure du coracoïdien, qui doit maintenant nous occuper.

Chez l'embryon, l'extrémité coracoïdienne de la ceinture scapu-

laire était renflée en massue et prolongée en un ergot courbe. Dans l'adulte, cette partie (*cd*) s'est beaucoup modifiée et le *coracoïdien* qui la représente est une mince lame triangulaire à demi ossifiée (fig. 39 et 40).

La partie de cette lame (supérieure) qui s'articule avec la basale la plus inférieure est restée cartilagineuse ; il en est de même de l'ergot terminal (*pm*) qui se présente maintenant comme une sorte de coin cartilagineux à grosse extrémité inférieure. Quant à la partie renflée (*pi*), elle n'est plus représentée que par une très mince lame osseuse dont le bord libre est convexe et situé dans le prolongement du bord auquel sont fixés les rayons.

Le bord opposé à cette lame osseuse est constitué par une autre lamelle osseuse de dimensions plus restreintes, terminée par un bord concave et ne s'articulant plus avec la clavicule. En résumé, le coracoïdien s'articule par son bord supérieur avec la basale inférieure et avec le scapulaire ; son bord postérieur est libre et son bord antérieur ne s'articule avec la clavicule que par ses deux extrémités, toutes deux de nature cartilagineuse.

Les quatre pièces basales (b_1 à b_4) affectent chacune la forme d'un quadrilatère à angles arrondis. Leurs dimensions diminuent progressivement depuis la supérieure jusqu'à l'inférieure et leur centre est occupé par une ossification en forme d'étoile, dont l'étendue relative est d'autant moindre qu'on la considère chez une basale plus petite ou plus inférieure dans la série.

Trois trous existent dans la plaque que forment les quatre pièces basales ; le premier (tr_3) se trouve situé entre le scapulaire et la basale la plus supérieure, le second (tr_2) entre cette dernière et la suivante, le troisième (tr_1) entre la deuxième et la troisième basale.

La basale supérieure (b_4), qui est aussi la plus grande, s'articule par son bord supérieur et par son bord antérieur avec le scapulaire, tandis que son bord inférieur se trouve en rapport avec la basale suivante. Quant à la basale inférieure (b_1), elle s'articule avec le cora-

coïdien par son bord inférieur, avec le scapulaire par son bord antérieur et avec la basale voisine par son bord supérieur.

La description détaillée du cartilage de la ventrale que j'ai donnée en faisant l'histoire du stade XIII me permettra d'écourter beaucoup celle de la même pièce chez l'adulte.

Partout la substance cartilagineuse de la pièce formant le squelette de la ventrale est pénétrée de parties osseuses affectant la forme de très minces lamelles diversement orientées, de sorte que cette pièce est partout mi-partie cartilagineuse et mi-partie osseuse.

Dans le cartilage de l'embryon du stade XIII, nous avons décrit un corps présentant deux bords, deux faces et trois apophyses. Voyons quelles modifications ont subies ces différentes parties chez l'adulte.

La face inférieure du *corps* est très concave ; le bourrelet qui la limite en dehors et sur lequel s'articulent les rayons a subi quelques changements. Au lieu des cinq facettes articulaires qu'il portait, on ne remarque plus sur lui que quatre échancrures plus ou moins indistinctes, dont la plus antérieure manque quelquefois et qui représentent les facettes articulaires correspondant aux rayons les plus postérieurs de la ventrale.

Comme chez l'embryon, le bourrelet qui porte le rayon se renfle beaucoup en avant, s'isole du corps de l'os, s'élargit considérablement et se bifurque.

La branche inférieure de la bifurcation, beaucoup moins volumineuse que la supérieure, constitue l'apophyse en forme de bâton (Stabfortsatz de Rathke), qui est beaucoup plus courte et plus large que chez l'embryon.

Quant à la branche supérieure, très large, tranchante sur ses bords, elle constitue l'apophyse aliforme (Flügelfortsatz de Rathke).

La face supérieure du corps de l'os porte une apophyse pyramidale (Pyramidenfortsatz de Rathke) énorme, notablement plus élevée que chez l'embryon.

Nous avons vu que, chez l'embryon du stade XIII, les rayons de la ventrale sont composés de deux baguettes accolées, dont la supé-

rieure est plus courte et surtout beaucoup plus grêle que l'inférieure.

Nous retrouvons ces deux baguettes chez l'adulte; mais, là, les différences se sont encore accentuées, et les baguettes supérieures présentent un développement relatif encore moindre que chez l'embryon. Elles consistent en de petites tiges adhérant fortement, sur toute leur longueur, à la face supérieure des baguettes inférieures et qu'on ne peut retrouver qu'à l'aide d'une dissection minutieuse.

Les quatre rayons les plus postérieurs de la ventrale de l'adulte sont seuls articulés. Nous avons vu qu'il en est de même chez l'embryon du stade XIII, où ces quatre rayons présentent seuls une articulation transversale.

IV

CHANGEMENTS DE POSITION DES NAGEOIRES PAIRES PENDANT LE COURS DU DÉVELOPPEMENT[1].

Les nageoires paires du Cycloptère prennent naissance à la partie dorsale de la sphère vitelline et très près du corps de l'embryon; aussi est-il intéressant d'étudier comment elles arrivent à occuper la position qu'on leur connaît chez l'adulte : les pectorales sur les faces latérales du corps et les ventrales sur sa face inférieure.

En outre, chez le Cycloptère, qui, à ma connaissance, constitue une exception unique à ce point de vue, les nageoires ventrales apparaissent de très bonne heure et très peu de temps après les nageoires pectorales. Il en résulte que ces deux organes évoluent côte à côte pendant la durée presque totale de leur développement, ce qui permet de suivre pas à pas leurs changements de position réciproques, jusqu'au moment où leurs rapports deviennent définitifs.

La ventrale du *Cyclopterus lumpus* apparaît chez l'embryon qui compte environ 30 segments primordiaux (stade IV) ; c'est alors

[1] Ce chapitre n'est que le résumé des faits relatifs aux changements de position des nageoires paires exposés au cours de la description des stades IV à XIII.

une mince plaque somatopleurale ovale, allongée, dont l'axe de symétrie le plus grand est parallèle à la ligne médiane dorsale de l'embryon (fig. 1, *v*, p. 358). A ce moment, la pectorale consiste en un épaississement de la somatopleure plus étendu et plus puissant que celui de la ventrale, affectant la forme d'une ellipse dont le grand axe est aussi parallèle à la ligne médiane dorsale de l'embryon (fig. 1, p. 358).

Les axes longitudinaux des ébauches des deux nageoires paires se trouvent, d'ailleurs, situés à peu près à la même distance du plan de symétrie de l'animal.

Au bout de peu de temps (stade V), les nageoires paires commencent à se déplacer. La pectorale, qui a complètement perdu sa symétrie (fig. 5, *p*), tourne de telle sorte que la ligne correspondant à sa future base d'insertion sur le corps fait, avec la ligne médiane dorsale de l'embryon, un angle aigu à ouverture postérieure.

La ventrale (*v*) subit un changement de position analogue, mais l'angle aigu qu'elle fait avec la ligne médiane dorsale de l'embryon est ouvert antérieurement et moins grand que celui de la pectorale.

Il résulte de ces faits que les axes des deux rudiments de nageoires font entre eux un angle obtus à ouverture interne.

Nous allons examiner comment varient ces trois angles dans le cours du développement ; mais, pour éviter des périphrases, nous les désignerons par les lettres α, β et γ ; les deux premières se rapportant respectivement aux angles que font la pectorale et la ventrale avec la ligne médiane dorsale de l'embryon et la dernière à celui que font entre elles ces deux nageoires.

Pendant toute la durée du développement, l'angle α augmente et l'angle γ diminue ; mais, pendant un certain temps, la diminution du second est plus rapide que l'augmentation du premier. Or, le second part de 180 degrés et le premier de 0 degré ; l'arc qu'ils doivent parcourir pour atteindre 90 degrés (le premier en augmentant, le second en diminuant) étant le même, il en résulte que le second (γ) sera droit avant le premier (α). Une autre consé-

quence intéressante de cette différence de vitesse dans les variations des angles α et γ, c'est que l'angle β, parti de 0 degré augmente tant que la variation de l'angle γ est plus rapide que celle de l'angle α ; en outre, son ouverture reste constamment antérieure, ce qui n'aurait pas lieu si l'angle α s'ouvrait plus vite que ne se ferme l'angle γ.

C'est entre le stade VII et le stade VIII que l'angle γ atteint 90 degrés. Il conserve longtemps cette valeur pendant que α continue à augmenter.

La conséquence immédiate de ces deux faits est la diminution de β qui devient nul lorsque α atteint 90 degrés. β parti de 0 degré revient ainsi à 0 degré en passant par un maximum. Il n'en est pas de même pour α et γ ; en effet, plus tard, lorsque les ventrales sont accolées sur la ligne médiane ventrale, α est obtus et γ aigu.

Un autre changement de position très important est celui auquel donne naissance la diminution constante du volume de la sphère vitelline.

Au début du développement, l'aire occupée à la surface du vitellus par l'ébauche de la pectorale est sensiblement horizontale, quand l'embryon est lui-même posé horizontalement le ventre en bas ; mais, à mesure que le vitellus se résorbe et que s'agrandit l'aire occupée par la pectorale, le plan de celle-ci s'incline de haut en bas et de dedans en dehors. Par suite de ce phénomène, les extrémités symphysaires des clavicules s'éloignent constamment l'une de l'autre et du plan de symétrie de l'embryon ; mais, en même temps, elles se rapprochent de sa face ventrale. Bientôt, cependant, ces extrémités atteignent ce qu'on pourrait appeler le *méridien horizontal du vitellus ;* à partir de là, leur accroissement et la diminution du volume de ce dernier les rapprochent constamment à la fois l'une de l'autre et du plan de symétrie de l'animal. L'effet final de ces deux causes agissant dans le même sens est l'articulation des deux clavicules dans la région jugulaire du Poisson qui les porte.

Pendant les changements de position de la pectorale que je viens

de décrire, les ventrales se comportent absolument comme si elles faisaient corps avec les pectorales et tout ce qui a été dit de ces dernières peut leur être appliqué.

Un dernier point concerne le changement d'orientation réciproque des deux nageoires paires.

Pendant les premiers temps du développement, abstraction faite de la faible courbure de la région occupée sur le vitellus par les deux nageoires d'un même côté, on peut les considérer comme situées dans un même plan ; mais, plus tard, chacune d'elles prend une orientation qui lui est propre et leurs plans font entre eux un angle dièdre à ouverture supérieure et interne. Par contre, les deux ventrales tendent constamment à se placer dans le même plan et cette tendance se réalise au moment où elles s'accolent sur la ligne médiane ventrale pour former le disque de l'adulte.

V

MUSCULATURE DE LA PAROI ABDOMINALE CHEZ L'ADULTE ET CHEZ L'EMBRYON.

Quand on a enlevé avec soin le cuir épais qui constitue la peau de la paroi abdominale d'un Cycloptère adulte, on constate que cette dernière est formée d'un grand nombre de larges rubans musculaires réunis par d'étroits rubans tendineux.

Voici, d'après l'individu qui a servi à dessiner la figure 8, p. 424, la description de ces rubans qui sont au nombre de onze.

Le premier suit la clavicule depuis son extrémité supérieure jusqu'à l'appendice lamellaire que porte (sur sa face postérieure) l'extrémité inférieure de cet os ; il est divisé en deux parties par la post-clavicule.

Sa partie supérieure (pv_8) s'insère par son bord antérieur sur la clavicule (h) et sur la post-clavicule (cd); l'inférieure (pv'_8) se fixe au bord antérieur de la post-clavicule par son extrémité supérieure qui est aplatie et va s'attacher à l'appendice lamellaire inférieur de la

clavicule par son extrémité inférieure, qui est épaisse et conique.

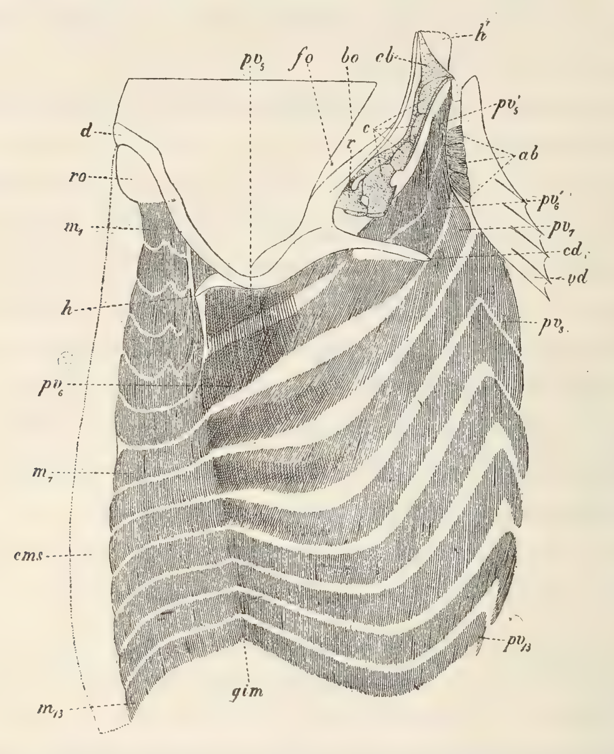


Fig. 8. — Face latérale droite de la région thoracique d'une femelle gravide de *Cyclopterus lumpus* longue de 48 centimètres. La peau a été enlevée pour laisser voir les myomères. 1/3 de grandeur naturelle.

ab, muscles abducteurs des rayons de la ventrale droite ; *bo*, bord libre du battant operculaire ; *c*, cartilages carpiens ou pièces basales de la pectorale ; *cb*, coracoïdien ; *cd*, post-clavicule (coracoïdien de Cuvier) ; *cms*, espace qui était occupé par la couche musculaire superficielle de la région dorsale ; cette couche a été enlevée pour rendre plus facile la numération des myomères ; *d*, coupe du derme recouvrant la région céphalique ; *fo*, fente operculaire ; *gim*, grand interstice musculaire ; *h*, extrémité supérieure de la clavicule (huméral de Cuvier) ; *h'*, extrémité inférieure du même os ; m_1, m_7, m_{13}, premier, septième et treizième myomère ; pv_5, partie ventrale du cinquième myomère (portion située au-dessus de la post-clavicule s'insérant sur l'huméral et sur la post-clavicule) ; pv'_5, partie ventrale du cinquième myomère (portion située au-dessous de la post-clavicule s'insérant sur cet os par son extrémité proximale et sur l'huméral par son extrémité distale ; pv_6, partie ventrale du sixième myomère (portion située au-dessus de la post-clavicule et s'insérant sur cet os par son extrémité distale ; pv'_6, partie ventrale du sixième myomère (portion située au-dessous de la post-clavicule et s'insérant sur cet os par son extrémité proximale ; pv_7, pv_8, pv_{13}, parties ventrales des septième, huitième et treizième myomères ; *rd*, scapulaire ; *ro*, région occipitale du crâne ; *vd*, ventrale droite constituant la moitié droite du disque adhésif.

Le second ruban musculaire, comme d'ailleurs tous ceux qui le suivent, épouse la courbure de celui qui le précède ; il est égale-

ment divisé en deux parties par la post-clavicule. La partie supérieure (pv_6) s'insère sur la partie correspondante du premier ruban par tout son bord antérieur et son extrémité inférieure se fixe au bord postérieur de la post-clavicule. Quant à la partie inférieure (pv'_6) du même ruban, elle s'attache à la partie correspondante du premier par son bord antérieur et au bord antérieur de la post-clavicule par son extrémité inférieure.

Les parties inférieures (pv'_5, pv'_6) accolées l'une à l'autre des deux premiers rubans musculaires forment un muscle triangulaire, aplati supérieurement, allongé et conique inférieurement, qui est contenu dans un espace triangulaire équilatéral limité : 1° sur ses côtés, en bas par la ventrale, en haut par la clavicule, en arrière par la post-clavicule ; 2° sur ses faces, en dehors par la partie cartilagineuse du squelette de la pectorale, en dedans par les apophyses pyramidale et aliforme de l'os de la ventrale et par le péritoine pariétal de la région.

Le troisième ruban (pv_7) côtoie le second dans toute sa largeur et se fixe sur son bord postérieur par son propre bord antérieur ; son extrémité inférieure passe en dedans et en dessous de la pointe de la post-clavicule et pénètre sur une faible longueur dans le triangle dont il vient d'être question, de telle sorte que cette extrémité se fixe par son bord antérieur sur le bord du muscle que forme les parties inférieures des deux premiers rubans.

Le quatrième ruban (pv_8) suit le troisième et s'insère sur lui ; arrivé au niveau de la post-clavicule, il se recourbe en arrière en forme de crochet à concavité postérieure, et le sommet de la convexité de ce crochet s'attache à l'extrémité postérieure de l'os de la ventrale du côté correspondant.

Les rubans suivants s'attachent tous les uns aux autres en formant une série ininterrompue ; tous, sauf les deux derniers (dixième et onzième), sont recourbés en crochet plus ou moins long à leur extrémité ventrale.

Les rubans musculaires dont la description précède résultent de

la transformation des parties ventrales des segments primordiaux embryonnaires. Le plus antérieur d'entre eux dépend du cinquième myomère, le dernier est donc la partie ventrale du quinzième myomère. Au delà, on compte encore 15 myomères, ce qui porte leur nombre total à 30. Le nombre des vertèbres n'est cependant que de 28 au maximum [1].

D'autre part, nous avons vu qu'au stade VI le nombre des segments primordiaux atteint 38. Comment concilier ces trois chiffres?

Il est certain que, lors du passage de l'embryon à l'état adulte, il se produit une forte concrescence à la partie postérieure de l'axe squelettique, car l'urostyle doit être considéré comme résultant de la coalescence de plusieurs corps vertébraux.

A cette coalescence des sclérotomes postérieurs a dû évidemment correspondre la coalescence des myotomes de même ordre. Ainsi s'expliquerait le petit nombre relatif des segments somatiques tant osseux que musculaires du Cycloptère adulte. Mais, indépendamment de cette réduction du nombre des segments de la région caudale, il est probable que le premier segment primordial, en général très rudimentaire et très difficile à distinguer, disparaît aussi chez l'adulte. Nous aurons à revenir sur ce point un peu plus loin.

Rapprochons maintenant de la description qui précède les faits relatifs à la transformation en muscles de quelques-unes des parties ventrales des segments primordiaux de l'embryon.

On se souvient qu'au stade VII (fig. 13), les extrémités distales des parties ventrales dépendant des sixième, septième et huitième segments primordiaux, se transforment en plaques musculaires dont les fibres sont orientées d'arrière en avant et de dedans en dehors.

Aux stades VIII et IX (fig. 14, 15 et 16), l'espace précédemment occupé par les parties ventrales des segments 6 à 10 est complètement

[1] Gunther assigne au Cycloptère 13 vertèbres abdominales et 15 caudales, soit en tout 28. Sur les cinq individus que j'ai examinés à ce point de vue, trois avaient 27 vertèbres ; les deux autres en avaient 28, sans compter l'urostyle.

couvert par un grand muscle triangulaire (*ma*) situé dans l'angle compris entre la pectorale et la ventrale, angle qui représente l'espace en forme de triangle équilatéral de l'adulte décrit plus haut.

Il est incontestable que ce muscle résulte de la complète transformation des parties ventrales des segments et non moins incontestable qu'il correspond à l'extrémité antérieure du grand muscle de la paroi abdominale que forme l'ensemble des rubans musculaires précédemment décrits.

Cependant, une difficulté surgit quand on se propose de déterminer les numéros d'ordre des segments de l'embryon auxquels les rubans musculaires de l'adulte doivent leur origine.

En effet, la plus antérieure des parties ventrales contribuant à la formation du muscle (*ma*) compris entre la ventrale et la pectorale appartient au sixième segment primordial, tandis que le plus antérieur des rubans musculaires de l'adulte est la partie ventrale du cinquième myomère. Ce manque de concordance trouve très vraisemblablement son explication dans le fait incontestable de l'état rudimentaire du premier segment primordial de l'embryon, et il est permis de supposer que ce segment ou bien s'atrophie ou bien se confond, soit avec le second, soit avec la région céphalique, pendant le cours du développement.

VI

INNERVATION DES MEMBRES.

Il est intéressant de rapprocher de l'étude des bourgeons musculaires des membres celle de l'innervation de ces membres.

Le nerf qui, chez les Téléostéens, se détache de la moelle allongée immédiatement en arrière du pneumo-gastrique, envoie un rameau volumineux au muscle sterno-hyoïdien. Ce fait et la situation qu'il occupe par rapport au vague l'ont fait regarder comme l'homologue du grand hypoglosse ; mais, comme la plupart de ses fibres se ren-

dent à la nageoire pectorale, on peut, avec tout autant de raison, le considérer comme un nerf spinal.

Il est probable cependant que ce nerf ou bien résulte de la fusion du grand hypoglosse avec le premier spinal, ou bien représente une paire mixte faisant le passage entre les nerfs crâniens proprement dits et les véritables spinaux.

Quoi qu'il en soit, chez le Cycloptère, cette paire, qui correspond exactement au grand hypoglosse des auteurs, et que nous appellerons *première paire spinale*, a de très étroits rapports avec la suivante.

Elles naissent chacune par deux racines, une inférieure et une supérieure. Quelquefois, l'inférieure est double.

Elles traversent le squelette entre l'occipital basilaire et la première vertèbre. Pendant ce trajet, elles sont intimement accolées et j'ai souvent vu la première fournir à la seconde une ou plusieurs anastomoses importantes.

Les branches ventrales de ces deux paires spinales les plus antérieures, apparaissent dans la cavité générale sur le côté du corps de la première vertèbre. De là, elles se portent en dehors presque perpendiculairement au plan de symétrie de l'animal et, un peu avant d'atteindre le bord antérieur de la ceinture scapulaire (formée dans cette région par la clavicule), la première se bifurque. Son rameau antérieur, plus petit que le postérieur, est le nerf du sterno-hyoïdien ; le postérieur, après un très court trajet, s'anastomose avec la branche ventrale de la deuxième paire. En général, cette dernière reçoit encore un gros rameau anastomotique provenant de la troisième paire et le nerf résultant de cette triple origine, parvenu sur la face interne de l'huméral, se bifurque. L'un de ses rameaux se distribue à l'abducteur des rayons de la pectorale, l'autre à leur adducteur.

La *troisième paire spinale* traverse la première vertèbre. La branche ventrale entre dans la cavité générale au niveau du corps de la seconde vertèbre ; elle court parallèlement aux deux précédentes et, avant d'atteindre le bord antérieur de l'huméral, elle fournit généralement une volumineuse anastomose à la branche de la

deuxième paire. Ensuite, elle se bifurque ; sa moitié antérieure se rend à la couche superficielle de l'abducteur des rayons de la pectorale et à la portion du muscle grand latéral du tronc qui vient s'insérer dans l'angle de la pectorale et de la ventrale ; sa moitié postérieure se distribue en partie à la face interne de la pectorale et en partie à la peau qui recouvre le coracoïdien.

En un mot, la branche ventrale de la troisième paire est exclusivement destinée à la pectorale.

La *quatrième paire spinale* traverse la deuxième vertèbre. Sa branche ventrale entre dans la cavité générale au niveau de la partie postérieure du corps de cette vertèbre. Au lieu de demeurer parallèle aux trois branches précédentes, celle-ci se dirige immédiatement en avant et les croise à angle aigu, de manière à passer en avant d'elles. La plus grande partie de son trajet s'effectue à la face postérieure du muscle auquel on a donné le nom de *diaphragme*.

Arrivée au niveau de l'apophyse pyramidale de l'os de la ventrale, elle s'insinue entre l'adducteur de la pectorale et le faisceau du grand latéral du tronc destiné à l'huméral, pour se distribuer à la partie antérieure de la face interne de la nageoire pectorale.

La *cinquième paire spinale* traverse la troisième vertèbre et entre dans la cavité générale au niveau du corps de cette vertèbre. Sa branche ventrale marche presque parallèlement à celle de la précédente, c'est-à-dire qu'elle croise obliquement les trois premières, chemine à la face profonde du diaphragme d'abord, de l'adducteur de la pectorale ensuite, pour arriver à l'extrémité de l'apophyse styliforme de l'os de la ventrale. A partir de là, elle se sépare de la quatrième branche et, au lieu de passer en dehors du faisceau musculaire du grand latéral du tronc destiné à l'huméral, elle passe en dedans, c'est-à-dire entre ce faisceau et la face externe de la masse de la ventrale.

Elle innerve la moitié antérieure de la nageoire ventrale.

La *sixième paire spinale* traverse la quatrième vertèbre. Sa branche ventrale, au lieu de se rapprocher des branches des huit premières

paires, toutes réunies dans une région assez étroite, s'en éloigne au contraire beaucoup en décrivant sur la paroi interne de la cavité générale une longue courbe à convexité postérieure. Vers la fin de son trajet, elle croise obliquement l'extrémité distale du coracoïdien, puis se recourbe en avant et atteint bientôt l'aisselle de la nageoire ventrale. Elle est destinée à la partie de cette nageoire située en arrière des ramifications de la branche ventrale appartenant à la cinquième paire.

La *septième paire spinale* traverse la cinquième vertèbre et entre dans la cavité générale au niveau du corps de celle-ci. Elle se dirige d'abord en arrière, puis décrit sur la face interne de la cavité générale une longue courbe à convexité encore plus prononcée que celle de la branche précédente, ce qui l'éloigne beaucoup de cette dernière dans sa partie médiane. Sa partie distale, au contraire, se rapproche de celle de la sixième branche et elle atteint la ventrale dans l'angle dièdre que fait le bord postérieur de cette nageoire avec la paroi inférieure du corps. Elle se rend à la partie postérieure de la ventrale.

La *huitième paire spinale* traverse la sixième vertèbre et entre dans la cavité générale au niveau du corps de cette vertèbre. Elle décrit à la face interne de la paroi du corps une grande courbe convexe postérieurement, en restant presque constamment à égale distance de la branche ventrale de la paire précédente. Elle n'atteint pas la ventrale et se termine dans la partie de la paroi inférieure du corps située en arrière de cette nageoire.

En résumé :

1° Si l'on considère le grand hypoglosse des auteurs comme un nerf spinal, la nageoire pectorale du *Cyclopterus lumpus* est innervée par les quatre premières paires spinales ;

2° La nageoire ventrale du *Cyclopterus* est innervée par les cinquième, sixième et septième paires spinales.

La nécessité de faire cadrer les faits fournis par l'embryogénie avec ceux que révèle l'étude de la musculature de l'adulte nous a obligé d'admettre la *disparition du premier segment primordial de l'embryon* pendant le passage de la forme embryonnaire à la forme adulte (p. 427).

Cette hypothèse a en outre l'avantage de nous fournir l'explication du fait que la pectorale reçoit ses nerfs des quatre premières paires spinales.

Sans la disparition du premier segment primordial, il semble, en effet, bien difficile de comprendre pourquoi les nerfs que reçoit la pectorale n'appartiennent qu'à quatre paires spinales et non pas à cinq, ou tout au moins, pourquoi ces nerfs portent les numéros d'ordre 1 à 4 et non pas 2 à 5, comme c'est le cas pour les segments qui fournissent à la pectorale ses bourgeons musculaires.

La ventrale, qui se trouve en rapport avec au moins quatre segments primordiaux, ne reçoit ses nerfs que de trois paires spinales, mais il faut remarquer que les nerfs de la huitième paire marchent parallèlement à ceux qui dépendent des trois paires précédentes et ne s'arrêtent qu'à une petite distance de la ventrale. Il y a donc là incontestablement un arrêt de développement de ces nerfs qui nous donne l'explication de la manière différente dont se comportent les segments primordiaux de l'embryon et les paires nerveuses spinales de l'adulte.

VII

QUELQUES MOTS AU SUJET DU MOMENT DE L'APPARITION DES VENTRALES CHEZ CERTAINS TÉLÉOSTÉENS.

On sait depuis longtemps que chez beaucoup de Poissons abdominaux, tels que la Truite, le Saumon, etc., les ventrales ne prennent naissance que lorsque les pectorales sont très avancées dans leur développement et même lorsqu'elles possèdent déjà une grande activité fonctionnelle.

Le même fait se présente chez certains Téléostéens jugulaires, tels que le *Lepadogaster*[1].

Les ventrales de ce petit Poisson ne sont encore constituées que par un amas non différencié de tissu embryonnaire mésodermique (**11**, pl. XXXV, fig. 4, *v*) que déjà ses pectorales se présentent comme des appendices considérables possédant leurs muscles, l'ébauche de leur squelette cartilagineux et celle de leur clavicule. Il s'écoule d'ailleurs un intervalle de sept jours entre l'apparition des pectorales et celle des ventrales, et, lors de l'éclosion, ces dernières ne consistent encore qu'en deux petits appendices peu saillants occupant à peu près la place qu'elles auront chez l'adulte (fig. 6, *v*) et ne montrant l'ébauche d'aucune des parties qu'elles acquièrent dans la suite de leur développement.

Le cas est tout différent pour le *Cyclopterus*. Là, en effet, les ventrales font leur apparition (stade IV) lorsque la pectorale ne consiste encore qu'en un épaississement mésodermique à contour elliptique et à section transversale triangulaire, recouvert d'un ectoderme épaissi formant un bourrelet qui occupe la crête du rudiment mésodermique et qui est encore parallèle à la ligne médiane dorsale de l'embryon.

Il n'y a qu'un intervalle de quarante-huit heures entre l'apparition des ventrales et celle des pectorales et, lors de l'éclosion, les premières ne sont pas moins différenciées que les dernières, de telle sorte que le disque qu'elles forment par leur réunion est apte à fonctionner dès le moment où l'embryon abandonne la coque de l'œuf.

Le *Liparis* est extrêmement voisin du *Cyclopterus;* il en diffère surtout par sa dorsale unique, sa peau mince à peine adhérente, dépourvue de cônes dermiques, et son squelette beaucoup plus ossifié que celui du Cycloptère. Linné l'avait appelé *Cyclopterus liparis*, et il est encore désigné sous ce nom par Cuvier dans son *Règne animal* (édit. de 1829).

[1] C'est aussi ce que j'ai observé chez des embryons de *Blennius* appartenant probablement à l'espèce *B. Montagui*.

Cette étroite parenté pouvait donner à penser que le développement des nageoires paires s'effectue de la même manière dans les deux genres ; il n'en est rien et, à ce point de vue, le *Liparis* ressemble beaucoup plus au *Lepadogaster* et aux Poissons abdominaux cités plus haut qu'au *Cyclopterus*.

Lorsqu'un embryon de *Liparis* éclôt, ses pectorales, très développées, possèdent déjà leurs muscles et leur clavicule ; leurs rayons n'existent pas encore, mais elles jouent déjà un rôle des plus actifs dans la locomotion de la larve qui les porte ; les ventrales, au contraire, ne sont encore qu'à l'état tout à fait rudimentaire et représentées seulement par deux amas de tissu embryonnaire mésodermique situés aux angles de la face inférieure de la vésicule ombilicale, très peu saillants et recouverts d'une couche ectodermique riche en cellules muqueuses. Il est donc certain que le jeune *Liparis*, comme le *Lepadogaster*, n'acquiert son disque adhésif qu'après avoir, pendant un certain temps, mené la vie pélagique et lorsque ses pectorales ont déjà atteint un haut degré de différenciation, ce qui n'est pas le cas pour le *Cyclopterus*.

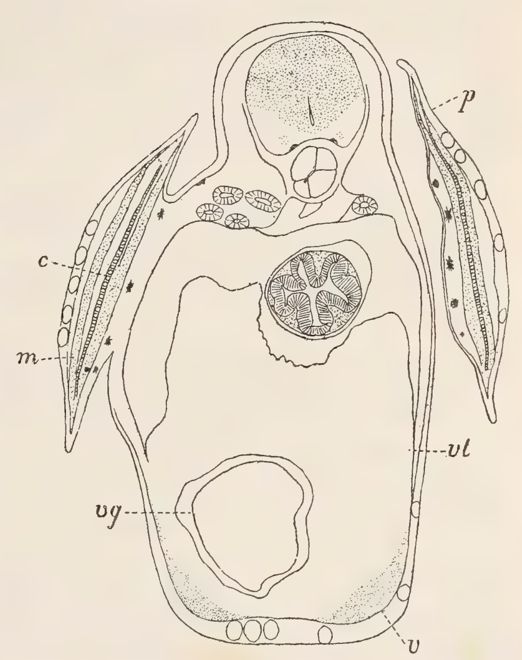


Fig. 9. — Coupe transversale d'un embryon de *Liparis* venant d'éclore (× 139).

p, nageoire pectorale ; *c*, cartilage de la pectorale ; *m*, muscles de la pectorale ; *vt*, vitellus ; *vg*, espace occupé chez l'embryon vivant par une volumineuse vésicule graisseuse ; *v*, rudiment de la nageoire ventrale.

VIII

HISTORIQUE.

Dans le but de rendre moins pénible la lecture de mon travail, j'ai retranché de l'exposé de mes recherches l'analyse des travaux de mes devanciers, aussi bien que la comparaison de mes résultats avec les leurs. Ces deux parties ont été reportées ici et réunies dans un même chapitre[1].

Oellacher (**2**), le premier, a montré l'origine mésodermique des nageoires paires ; mais il n'a pas compris la relation secondaire qui existe entre la plaque pectorale et les protovertèbres (Boyer, **14**, p. 96).

Swirski (**4**) a étudié le développement du membre antérieur chez le Brochet. Son travail est divisé en deux parties. Dans la première, il est question de la ceinture scapulaire et, dans la seconde, du squelette de la nageoire pectorale.

Chez l'embryon correspondant au stade I de l'auteur, l'ébauche du membre antérieur est une petite protubérance, de forme à peu près elliptique, dont la coupe transversale est triangulaire. La masse de cette protubérance, constituée par du tissu mésodermique et recouverte par l'ectoderme, forme une colline dont la crête décrit un demi-cercle. Sur toute la largeur de cette crête, l'ectoderme forme un pli saillant ; mais ce pli est strictement borné à la pectorale et ne s'étend nullement jusqu'à la région où doit se former la ventrale.

A ce stade, le rudiment du membre antérieur renferme déjà une épaisse plaque à peu près semi-circulaire, qui représente l'ébauche commune de la ceinture scapulaire cartilagineuse et du squelette de la pectorale.

[1] Je me suis borné à résumer les travaux concernant les Téléostéens. Pour les Sélaciens, je ne puis mieux faire que de renvoyer à l'excellent mémoire de Carl Rabl (*Theorie des Mesoderms II, Morphologisches Jahrbuch*, 19 Band, 1 Heft, 1892), où la question des bourgeons musculaires est traitée de main de maître.

Ce stade I du Brochet est intermédiaire entre les stades VI et VIII du *Cyclopterus* précédemment décrits.

Au stade II, le rudiment cartilagineux est double ; il comporte une partie distale allongée en forme de tige et une proximale arrondie, située près de l'extrémité ventrale de la première. Bientôt les deux parties se réunissent ; mais l'espace qui les séparait ne se comble pas entièrement, et la plaque unique résultant de leur fusion est percée d'un trou, qui n'est autre que le trou coracoïdien. En même temps, la clavicule apparaît sur le bord proximal de la plaque et le stade III se trouve atteint. Le rudiment de la ceinture cartilagineuse consiste alors en une lame cartilagineuse, inscriptible dans un triangle et présentant trois apophyses correspondant aux trois sommets de ce triangle. L'apophyse supérieure correspond à la région scapulaire, l'inférieure interne à la région procoracoïdienne et l'inférieure externe à la région coracoïdienne.

L'apophyse inférieure interne constitue le processus médian de C. Emery et l'apophyse inférieure externe le processus inférieur du même auteur.

Le développement du membre antérieur du *Cyclopterus* ne m'a rien présenté de comparable à ce que décrit Swirski dans ses stades II et III du Brochet.

Plus tard, on voit (stade VIII) que les proportions relatives de l'apophyse coracoïdienne (processus inférieur de C. Emery) sont beaucoup moins considérables que précédemment. En outre, la plaque cartilagineuse présente deux nouveaux trous voisins de son bord proximal : un inférieur (trou procoracoïdien) et un supérieur (trou scapulaire).

Déjà au stade III, dans le tissu conjonctif situé entre la clavicule et la ceinture cartilagineuse, passent un vaisseau (partie supérieure) et un nerf (partie inférieure), destinés à l'extrémité.

Se basant sur ce fait, Swirski considère comme très vraisemblable l'hypothèse qu'une masse cartilagineuse s'avance de la clavicule vers la ceinture et se relie à cette dernière en saisissant les vaisseaux et

les nerfs de manière à donner naissance aux trous procoracoïdien et scapulaire.

Au stade XI, la plaque cartilagineuse scapulaire est arrivée à terme. Sa forme se rapproche de celle d'un triangle rectangle dont l'angle droit est formé par la région coracoïdienne et l'hypoténuse par le bord proximal. Une échancrure, recouverte par la clavicule, s'est formée dans la région procoracoïdienne et la partie scapulaire s'est fortement recourbée en dehors. En outre, l'apophyse coracoïdienne ne consiste plus qu'en une courte protubérance conique.

Chez l'adulte, les trous coracoïdien et procoracoïdien sont extrêmement petits et ne peuvent être aperçus que si l'on a suivi leur développement.

Dans le *Cyclopterus*, le processus inférieur (apophyse coracoïde de Swirski) est extrêmement court et simplement représenté par une protubérance arrondie, à peine saillante.

Je n'ai pu découvrir qu'un seul trou dans la ceinture scapulaire, aussi bien chez l'embryon que chez l'adulte : c'est le trou scapulaire.

Voici, maintenant, quels sont les résultats de Swirski en ce qui concerne le développement du squelette de la pectorale proprement dite.

Au stade II, le squelette de l'extrémité antérieure est une plaque cartilagineuse à peu près demi-circulaire, ne portant aucune trace de segmentation et en continuité de substance avec la ceinture scapulaire cartilagineuse. Cette disposition correspond à peu près au stade VII du *Cyclopterus* (fig. 4, p. 379).

Bientôt, une petite aire de la plaque s'amincit considérablement, puis, au stade VIII, une seconde, de sorte que les basales 1, 2 et 3 se trouvent dès à présent délimitées. En outre, ce stade a cela d'intéressant que neuf fragments cartilagineux ont pris naissance dans la partie distale de la plaque et forment une rangée en demi-cercle, à l'extrémité de laquelle se trouve la première basale.

Au stade IX, l'apparition de deux autres aires d'amincissement

achève la division de la plaque cartilagineuse de l'extrémité qui comporte alors cinq basales.

Pendant ce temps, le nombre des fragments cartilagineux de la rangée distale s'est accru, et au stade XII on en compte douze, dont la grandeur décroît à peu près régulièrement du proptérygium vers le métaptérygium. La première basale se trouve exactement sur le prolongement de cette longue rangée de pièces distales.

Au stade XIII, trois petites pièces secondaires proximales apparaissent dans le voisinage des pièces primaires 4, 5 et 6.

Enfin, au stade XIV, les deux derniers fragments primaires et les deux derniers secondaires ont complètement disparu. En revanche, il s'est formé une rangée secondaire distale constituée par cinq fragments qui se trouvent situés dans la région de la cinquième basale.

Les matériaux m'ont manqué pour suivre, chez le Cycloptère, comme l'a fait Swirski chez le Brochet, le passage de la pectorale de l'embryon à celle de l'adulte; je puis dire seulement que ni chez l'un ni chez l'autre je n'ai pu observer les pièces cartilagineuses qui, chez le Brochet, sont surajoutées aux basales.

Agassiz (**5**) a décrit l'extérieur de cinq embryons de *Cyclopterus lumpus* longs de 4, 5, 10, 20 et 34 millimètres, qu'il a figurés sous différents aspects.

Le plus petit des embryons étudiés par Agassiz (long de 4 millimètres) était au même stade que le plus âgé de ceux que j'ai eu l'occasion d'observer et dont la longueur était de $6^{mm},5$ (stade XIII, fig. 7, p. 404).

Dans son mémoire sur le développement du *Gadus morrhua*, Ryder (**7**) s'exprime de la manière suivante (p. 519) : « The date of appearance of the first sign of the pectoral fin-fold varies somewhat in different genera, but in *Gadus* it appears as a slight longitudinal elevation of the skin on either side of the body of the embryo a little way behind the auditory vesicles... At the very first it appears to be merely a dermal fold, and, in some forms, a layer of cells

extends out underneath it from the sides of the body, but does not ascend into it. »

Si je comprends bien ce qu'a voulu dire l'auteur, la première ébauche de la pectorale du *Gadus* serait un pli ectodermique longitudinal, reposant sur un feuillet de cellules de nature indéterminée.

Cependant, il ajoute quelques lignes plus loin : « In some species I am quite well assured that there is at an early period a mesodermal tract or plate of cells developed just behind the auditory vesicles, just outside the muscle plates of this region, on either side, which may be regarded as the source of the mesodermal cells which are carried up into the pectoral fin-fold. This is developed at about the time of the closure of the blastoderm, and these lateral mesodermal tracts of tissue may be called the pectoral plates. »

Dans les espèces auxquelles Ryder fait allusion dans ce passage, la première ébauche de la nageoire pectorale ne serait plus le pli de l'ectoderme, mais bien une plaque mésodermique sur la nature de laquelle l'auteur ne se prononce pas.

Après avoir donné quelques détails sur le développement externe de la pectorale et sur les divers changements de position qu'elle subit, Ryder se livre à quelques comparaisons intéressantes (p. 521).

Dans le *Cybium* et le *Parephippus*, les plis pectoraux primitifs apparaissent très loin en arrière de la verticale du milieu du sac vitellin, tandis que dans toutes les autres formes étudiées par l'auteur elles apparaissent plus en avant. Chez le *Cybium*, douze somites peuvent exister entre l'origine de la pectorale et la vésicule auditive; ailleurs, ce nombre est habituellement moindre, il est même quelquefois réduit à deux ou trois, par exemple chez l'*Alosa* et le *Pomolobus*.

Prince (8) (cité par Boyer, p. 97) regarde les pectorales des Poissons osseux comme étant d'origine ectodermique à leur début. Il expose que : « They are differentiations of a continuous lateral expansion of epiblast, passing along each side of the trunk, and are formed by the folding of this epiblastic layer upon itself at the point

where the fins appear. Each fin consists, therefore, of two epiblastic lamellæ (separated by a fissure), lying flat upon the vitellus, and continuous with the extra-embryonic blastodermic membrane. » La participation du mésoderme est probablement un processus secondaire. En ce qui concerne l'origine des cellules mésodermiques qui sont introduites dans le pli de la nageoire, Prince dit : « They seem to be derived from the intermediate cell-mass in close proximity to the Wolffian ducts. »

Ziegler (**9**) n'a fait qu'effleurer la question du développement des nageoires pectorales. Il considère comme représentant l'ébauche de ces organes une assise de cellules qu'il a trouvée située sur la somatopleure, derrière les fentes branchiales. En avant, cette assise se trouve en continuité avec le mésoderme céphalique ; en arrière, elle se fusionne avec la somatopleure.

Un pli ectodermique parallèle à l'axe longitudinal du corps de l'embryon prépare la formation de la nageoire pectorale.

Mac-Intosh et Prince (**10**) considèrent les expansions alaires que forment l'ectoderme et l'endoderme chez l'embryon dont le blastopore n'est pas encore fermé, comme la première ébauche des nageoires pectorales. Ces ailes, qui ne comptent encore aucun élément mésodermique, s'étendent le long du tronc, depuis la région pectorale jusqu'à la région post-mésentérique. Un pli ectodermique se forme chez elles et, bientôt, se trouve constituée une paire de bourrelets qui s'accroissent et deviennent les membres pectoraux.

Les deux auteurs attachent une portée théorique considérable à ce mode de développement qui montre que : « ... the fin develops as a horizontal ridge, in accordance with Balfour's theory of a primitive horizontal lateral fin... »

L'interprétation qu'on vient de lire me semble tout à fait inacceptable, et je me range entièrement à l'opinion des auteurs qui ne voient le premier rudiment de la pectorale que dans l'épaississement de la somatopleure, localisé au niveau des premiers segments primordiaux. En ce qui concerne l'existence d'une nageoire primi-

tive latérale continue, je suis en mesure d'affirmer qu'il n'en existe aucune trace chez le *Cyclopterus*.

Suivant les auteurs cités, la densité croissante des bourrelets de nageoires est due à l'entrée du mésoderme dans l'interstice séparant les deux lames des plis ectodermiques (p. 801). En outre, ce mésoderme est considéré comme étant « a mass of cells in which the Wolffian ducts lie, and out of which they are developed », ce qui conduit aux déductions suivantes : « If these ducts, as appears to be the case, arise as lateral ridges or diverticula of the somatopleure, then the mesoblastic cells of the fins must be pronounced somatopleuric. But no ridge of somatopleuric cells, comparable to the Wolffian ridge of higher forms, has been recognised in fishes, and we must regard this mesoblast as indifferent, and forming an « intermediate cell-mass » adjacent to the excretory system. The proximity of the Wolffian duct and the base of the pectoral fin is very noticeable (p. 802). »

Reproduisant l'assertion de Kingsley et Conn (**6**), relative au *Tautogolabrus adspersus* Gill, que : « No trace of a continuous lateral fold could be seen, the fins protruding as simple outgrowths », Mac-Intosh et Prince (note de la page 801) ajoutent : « The extension of the thickened epiblast and hypoblast laterally is, however, a feature common to all Teleostean embryos, and a portion of this becomes defined in all the forms studied at Saint-Andrews, and out of this defined epiblastic fold the pectoral fins arise. »

Parmi les Poissons étudiés par Mac-Intosh et Prince, au point de vue du développement des pectorales, on peut citer les *Gadus æglefinus*, *Pleuronectes flesus*, *Molva vulgaris*, *Gadus morrhua*, *Pleuronectes platessa*, *Trigla gurnardus*.

Les mêmes auteurs ont donné quatre figures, dont plusieurs très défectueuses, d'embryons de *Cyclopterus lumpus* (fig. 5, pl. XII ; 6 et 9, pl. XV ; 3, pl. XVII).

Dans une première note parue en février 1891 (**12**), je décrivais le développement extérieur des nageoires paires du *Cyclopterus*

lumpus. Cette note contient quelques inexactitudes que je dois rectifier. Le moment de l'apparition des ventrales est fixé (p. 354) à un âge correspondant au stade V du présent mémoire; nous savons qu'en réalité ce moment appartient au stade IV. En outre, il est dit que l'extrémité antérieure de la crête du rudiment de la pectorale se recourbe en dehors et en arrière; nous avons vu que cette apparence n'est qu'une illusion due à la rapidité du talus externe de l'ébauche mésodermique de la nageoire.

L'ébauche fibreuse considérée comme devant donner naissance à la clavicule et aux supra-clavicules (scapulaire et surscapulaire) n'est, en réalité, que le rudiment de la clavicule; l'ébauche commune des supra-clavicules n'apparaît que longtemps après ce dernier. En outre, l'ébauche claviculaire, au lieu de se former, comme il est dit, lorsque le ventricule est depuis longtemps asymétrique, devient visible au moment même où le bourrelet ectodermique de la ventrale commence à se pencher en dedans.

Une seconde note parue en avril 1894 (**13**) demande aussi quelques rectifications. L'une des plus importantes consiste en ce que le nombre des segments primordiaux des différents stades décrits doit être augmenté d'une unité. En effet, le premier segment, très difficile à distinguer, m'avait d'abord complètement échappé ; il en résulte naturellement que le numéro d'ordre de tous les segments doit être aussi augmenté d'une unité. (Comparer les figures 1, 2, 3, p. 878, 879 et 880 aux figures 1, p. 358, 10, pl. VII, et 5, pl. VI du présent mémoire, qui ont été rectifiées.)

Le rudiment somatopleural de la pectorale, qui est dit n'apparaître que dans l'embryon à 25 segments, existe déjà lorsque ces derniers sont seulement au nombre de 19.

Contrairement à ce qui a été écrit pages 880 et 881, le bourgeon du dixième (en réalité onzième) myotome ne reste pas rudimentaire, mais s'allonge comme ceux qui le précèdent et donne naissance à l'un des rubans musculaires de la paroi abdominale.

Les quatre basales (os carpiens de Cuvier) ne s'articulent pas direc-

tement avec la clavicule (huméral de Cuvier), mais avec une très longue et très étroite apophyse du scapulaire (radial de Cuvier).

Boyer (**14**) a étudié le développement des nageoires pectorales dans un Cyprinodonte de la côte orientale des États-Unis, le *Fundulus heteroclitus.*

La première indication d'une modification du mésoderme dans la région où doit apparaître la pectorale est un épaississement de la somatopleure situé au niveau du néphrostome, lequel se trouve dans la troisième protovertèbre.

Bientôt, cet épaississement, qui se trouve en continuité avec le mésoderme céphalique, s'étend depuis ce dernier jusqu'à la troisième protovertèbre et conduit ainsi au développement de ce que Boyer a appelé la « *plaque pectorale* » et que j'ai désigné, chez le *Cyclopterus,* sous le nom d'*ébauche* ou de *rudiment somatopleural de la pectorale.*

Plus tard, la plaque pectorale s'étend depuis la première jusqu'à la quatrième protovertèbre. En outre, des connexions s'établissent entre les trois premières protovertèbres et la plaque pectorale. Ainsi, les deux premières protovertèbres sont en parfaite continuité de substance avec la plaque pectorale ; la troisième lui est moins intimement jointe ; la quatrième et les suivantes en sont tout à fait indépendantes.

Voici comment Boyer explique le processus suivant lequel s'établissent ces connexions :

Sur le bord ventral externe des myotomes, leur « *cutis-plate* » (épithélium externe de O. Hertwig) prolifère et donne naissance à une masse de cellules qui se projette latéralement dans la direction de la plaque pectorale et s'étend au-dessus du bord proximal de cette dernière.

Cette projection est surtout prononcée au milieu des trois premiers myotomes.

Un peu plus tard, les cellules de ces « *myotomic proliferations* », qui sont déjà en contact avec la plaque pectorale, se fusionnent avec

cette dernière, et c'est ainsi que s'établissent les connexions dont il a été parlé plus haut.

Suivant l'auteur, le processus précédemment décrit ne s'appliquerait qu'aux trois premiers myotomes, et les cellules du quatrième passeraient isolément dans la plaque pectorale.

Malgré la clarté des faits relatifs aux trois premières protovertèbres, Boyer se refuse à admettre la présence de véritables bourgeons musculaires chez le *Fundulus heteroclitus*.

Il dit en effet (p. 124) : « It can hardly be said that the elements in this contribution take the form of well defined cell-masses or buds, nor are they strictly isolated individual cells, and yet to a certain extent both conditions exist. »

Cette hésitation tient vraisemblablement à ce que Boyer s'est servi trop exclusivement de la méthode des coupes, et il est extrêmement probable que les préparations *in toto* auraient levé tous ses doutes relativement à la véritable nature des « *myotomic proliferations* » qu'il décrit.

Un résultat important du travail de Boyer consiste en ce que ni le mésoderme céphalique ni la masse cellulaire intermédiaire ne contribuent à la formation de la nageoire pectorale.

La première trace d'une modification de l'ectoderme qui puisse être regardée comme conduisant à la formation d'un pli dans la région de la pectorale s'observe dans les embryons âgés d'environ quatre jours et consiste simplement en un arrangement des noyaux de la couche profonde plus compact que dans les stades précédents.

A ce stade, la plaque pectorale est déjà très avancée.

Un véritable pli ectodermique ne peut être aperçu avant le cinquième jour. Comme, d'autre part, la première trace d'épaississement somatopleural apparaît dans l'embryon de quatre-vingt-quatre heures (3 jours et demi), on peut dire que chez le *Fundulus heteroclitus*, la première trace d'épaississement de l'ectoderme apparaît un demi-jour et la première trace de pli un jour et demi après la

première trace d'épaississement du mésoderme dans la région de la nageoire pectorale.

Ce point important du développement de la pectorale a été vérifié par Boyer chez le Requin (Shark), le *Clupea sapidissima* et le *Gadus morrhua.*

En outre, le pli ectodermique est absolument borné à la région qu'occupe la plaque pectorale et ne s'étend nullement en arrière jusqu'aux ventrales.

Tous ces faits viennent à l'encontre de la théorie bien connue de Balfour et de Dohrn.

La comparaison des résultats obtenus par Boyer avec ceux auxquels je suis parvenu moi-même est facile à établir en se reportant à ce que j'ai dit du *Cyclopterus* dans les quelques lignes consacrées à l'analyse des travaux de Corning (p. 444) et de Harrison (p. 447).

Dans un court travail, très soigné, Corning (**15**) a décrit la pectorale et les bourgeons musculaires de la Truite et du Brochet.

Chez la Truite, la première ébauche de la pectorale se compose d'un épaississement somatopleural et d'un pli ectodermique. Suivant l'auteur, il s'écoule un laps de temps très considérable entre l'apparition de l'épaississement de la somatopleure et celui de l'ectoderme, ce dernier naissant seulement lorsque les bourgeons musculaires sont déjà ébauchés.

Chez le Cycloptère, il n'en est pas de même ; cependant, il y a lieu de faire une distinction. Si l'on donne au mot *pli* son sens littéral, il est vrai que, chez le Cycloptère, celui de l'ectoderme de la pectorale ne commence à s'ébaucher que chez l'embryon à 32 segments, tandis que l'épaississement correspondant de la somatopleure existe déjà lorsque l'embryon n'a encore que 22 segments ; c'est un intervalle d'environ deux jours. Si, au contraire, on donne déjà le nom de *pli* à l'épaississement pur et simple de l'ectoderme, alors l'intervalle se réduit à quelques heures, car si l'embryon à 19 segments n'a que l'épaississement somatopleural, l'embryon à 22 segments possède déjà les deux.

Dans son travail, Corning, parlant des figures qui l'accompagnent, dit que le pli ectodermique n'existe ni dans la figure 1 ni dans la figure 2; cependant, on perçoit déjà un commencement d'épaississement dans la coupe de la figure 2, surtout du côté droit.

Il est vrai que le point important, dans cette question, n'est pas la durée de l'intervalle séparant l'apparition des deux épaississements, mais bien le fait que celui de la somatopleure se forme avant celui de l'ectoderme.

Revenons à la Truite. La région du rudiment somatopleural de la pectorale où l'épaisseur est la plus grande se trouve située au niveau des deuxième, troisième et quatrième protovertèbres ; mais les coupes montrent que la plaque pectorale[1] se prolonge jusqu'à la hauteur des cinquième et sixième protovertèbres.

Corning a donné les figures de trois coupes transversales d'embryon de Truite à différents âges. La description de ces coupes ne peut trouver place ici ; je me bornerai à dire qu'elles montrent avec la plus grande netteté comment les bourgeons musculaires prennent naissance par l'allongement de l'angle latéral des protovertèbres, qui se trouve constitué par une accumulation de plus en plus considérable de cellules de la *Cutislamelle* (épithélium externe du segment primordial de O. Hertwig). Dans celle des trois coupes empruntée à l'embryon le plus âgé, l'angle latéral de la protovertèbre s'est considérablement allongé, et son extrémité distale renflée (bourgeon musculaire) pénètre dans le tissu de la plaque pectorale. A ce stade, la coloration des noyaux des bourgeons musculaires est plus sombre que celle des noyaux de la plaque pectorale ; malheureusement, cette différence ne tarde pas à s'effacer et bientôt il devient impossible de suivre les bourgeons musculaires dans leur trajet au travers de la plaque pectorale.

La disposition relative des bourgeons musculaires appartenant aux différents segments ne peut être étudiée avec fruit que sur des

[1] C'est le terme dont s'est servi Boyer pour désigner l'ébauche somatopleurale de la pectorale.

préparations à plat ; aussi Corning a-t-il publié quatre figures d'ensemble dessinées d'après des embryons de Brochet.

Voici les faits qui lui ont été révélés par ce procédé d'investigation.

Les protovertèbres qui doivent donner naissance à des bourgeons sont plus larges que les autres, même avant la formation de ces bourgeons ; la première, qui n'en donne pas, reste étroite ; celles qui la suivent, jusqu'à la sixième inclusivement, sont plus ou moins élargies.

Les masses principales des plaques pectorales sont situées au niveau des protovertèbres 2 à 5.

L'ordre d'apparition des bourgeons musculaires est antéro-postérieur ; ils se forment par l'allongement de l'angle antérieur des parties ventrales des protovertèbres et ils se dirigent obliquement, d'arrière en avant et de dedans en dehors, vers la plaque pectorale, les postérieurs étant plus obliques que les antérieurs.

On ne peut rien dire de général sur la forme du bourgeon musculaire, au moment où il se sépare de la protovertèbre ; il est tantôt arrondi, tantôt allongé ; il peut même acquérir une très grande longueur avant de devenir libre.

Les protovertèbres postérieures à la sixième n'offrent pas de bourgeons rudimentaires.

La principale différence qu'on remarque entre le Brochet et la Truite, d'une part, et le Cycloptère, d'autre part, consiste en ce que, chez ce dernier, l'ébauche de la pectorale n'est en rapport qu'avec quatre bourgeons musculaires (du 2e au 5e segment), au lieu de cinq (du 2e au 6e).

Chez les Sélaciens, Rabl a démontré que le nombre des rayons est égal au double de celui des protovertèbres qui participent à la formation des nageoires. Corning a cherché à trouver un rapport de même nature pour les Téléostéens, et il est arrivé à la proposition suivante :

« Chez les Téléostéens, le nombre des *basalia* (ou *carpalia*) corres-

pond au nombre de protovertèbres participant à la formation de l'extrémité[1]. »

Dans sa note préliminaire sur le développement des nageoires du *Salmo salar*, Harrison (**16**) a publié un certain nombre de faits très intéressants.

Environ six bourgeons musculaires pénètrent dans le rudiment de la nageoire ventrale du Saumon en convergeant vers cette dernière.

Chez le Cycloptère, quatre et même peut-être cinq bourgeons sont en rapport avec la ventrale.

Dans le Saumon, l'ectoderme se soulève en un pli qui fait saillie sur la face latéro-ventrale du corps, parallèlement à son axe longitudinal.

Ce pli existe dans la ventrale du Cycloptère ; mais, chez ce dernier, la nageoire apparaît sur la face dorsale de l'embryon et, lorsqu'elle arrive sur sa face ventrale, elle est déjà très avancée dans son développement et son pli ectodermique est considérable.

D'après l'auteur, les bourgeons musculaires pénètrent loin dans la nageoire, mais ils se désagrègent de très bonne heure. Je n'ai pas pu éclaircir ce point dans le Cycloptère ; il en est de même pour l'origine des muscles de la ventrale, que concerne le passage suivant.

La région dans laquelle apparaît la première indication de la différenciation d'un muscle est l'espace antérieurement occupé par les bourgeons musculaires. Il n'y a aucune trace de métamérisme dans ce muscle, quoiqu'on puisse, en toute certitude, admettre que les cellules des bourgeons prennent part à sa formation. A peu près en même temps, dans la région correspondant au côté opposé ou interne de la nageoire, a lieu une semblable différenciation ; mais il n'est pas probable que les cellules des bourgeons prennent part à

[1] D'après Gegenbaur (cité par Corning, **15**, p. 81), le nombre des *basalia* des Téléostéens est normalement égal à cinq ; mais, par suite de réduction, il peut tomber à quatre ou même encore moins. Le cas particulier du Cycloptère rentre dans la règle énoncée par Corning, car le nombre de ses basales est égal à quatre, comme celui des bourgeons musculaires qui se mettent en rapport avec sa pectorale.

sa formation. En un mot, le muscle adducteur ou rétracteur profond paraît seul résulter de la différenciation des bourgeons musculaires ; les trois autres seraient nés de cellules issues de la somatopleure et peut-être aussi du sclérotome.

La nageoire pectorale du Saumon se développe beaucoup plus tôt que les autres et le manque de différenciation histologique de ses tissus à ce moment rend son étude plus difficile.

Nous avons vu que le Cycloptère fait exception à la règle et que, chez lui, la pectorale n'apparaît que très peu de temps (environ 48 heures) avant la ventrale.

Suivant Harrison, d'accord en cela avec Boyer (**14**), la première trace de la pectorale est l'épaississement de la somatopleure ; l'épaississement de l'ectoderme et son pli naissent plus tard ; c'est aussi ce qui arrive chez le Cycloptère.

Les myotomes émettent sur leur angle ventral des processus qui, au lieu d'entrer dans le rudiment de la nageoire, comme l'indiquent Kaestner pour le *Salmo* et Boyer pour le *Fundulus*, s'allongent beaucoup et s'élèvent jusqu'au muscle coraco-hyoïdien comme l'ont décrit Van Wijhe chez le *Pristiurus* et Van Bemmelen chez le *Lacerta*.

Le premier myotome est, à ce stade, complètement rudimentaire ; le second et le troisième sont entièrement situés en avant de la nageoire qui se trouve au niveau du quatrième, du cinquième et du sixième. L'extrémité antérieure du canal de Wolff est opposée à la portion médiane ou postérieure du cinquième segment. Le premier myotome n'a pas de processus ventral. Le second, le troisième et le quatrième émettent de longs cordons constitués uniquement par des cellules de leur couche cuticulaire. Ceux-ci croissent ventralement dans la paroi somatopleurale de la cavité péricardique. Après un certain temps, le premier seul s'atrophie ; le second et le troisième se courbent en avant et sont suivis par le quatrième (du cinquième myotome) qui s'accroît en avant et ventralement. Le plus antérieur seul s'attache à la base de l'arc hyoïdien au moyen d'un tendon ; les cordons réunissant les bourgeons aux myotomes s'atro-

phient et les trois bourgeons s'unissent pour former un muscle qui prend son origine sur la ceinture scapulaire membraneuse et s'attache à l'urohyal. Ce muscle est néanmoins divisé en trois segments, au moins dans les jeunes Poissons dont le sac vitellin est entièrement résorbé.

Le sixième myotome a un processus ventral qui ne se porte pas en avant comme les autres. Il devient un cordon indépendant de fibres musculaires qui est probablement incorporé plus tard dans la masse musculaire latérale.

Le septième myotome et ceux qui le suivent s'accroissent ventralement et sont intéressés dans la formation des muscles ventraux du Poisson.

La conclusion générale de Harrison, en ce qui concerne la pectorale, est la suivante :

« The pectoral fin is derived entirely from somatopleuric cells. The muscle-buds of this region are greatly modified and take part in the formation of the coraco-hyoïde muscle. »

Mes observations sur les bourgeons musculaires de la pectorale du Cycloptère n'ont pu être poussées, à beaucoup près, aussi loin que celles de Harrison sur le Saumon.

Chez le Cycloptère, comme chez le Saumon, le premier myotome est dépourvu de partie ventrale (*ventral process* de Harrison) et, de plus, le second (fig. 41) est entièrement situé en avant de la nageoire, qui se trouve au niveau du troisième, du quatrième et du cinquième, le cinquième étant en rapport avec le prolongement antérieur de la ventrale.

Dans chacun des segments 2 à 5, l'ensemble formé par le myotome et son bourgeon est dirigé d'arrière en avant et de dedans en dehors. Ce fait tient peut-être à ce que les bourgeons antérieurs du Cycloptère, comme ceux du Saumon, vont rejoindre en avant l'arc hyoïdien.

La question de savoir le sort que subissent les bourgeons musculaires de la pectorale des Téléostéens est certainement hérissée de

difficultés et il me semble difficile d'admettre qu'aucun des muscles de la pectorale ne tire son origine de ces bourgeons s'il en existe dans la ventrale qui se trouvent dans le cas contraire.

Ducret (17) a étudié le développement des membres chez la *Trutta lacustris.*

Dans l'embryon de 4 millimètres de longueur, « la somatopleure a une épaisseur de deux à trois cellules, plus ou moins comprimées latéralement, tandis qu'en avant et en arrière de cette même région pectorale elle n'existe plus que comme simple couche unicellulaire ».

Chez l'embryon de $5^{mm},2$, qui compte 45 à 50 segments, « les premiers rudiments des nageoires pectorales sont visibles à un faible grossissement et forment deux petits îlots de cellules, un de chaque côté du corps et de chaque côté des vésicules auditives ». La figure qui représente ces rudiments de nageoires ne ressemble que de loin à celle que j'ai donnée du stade correspondant du *Cyclopterus*, et je suis tenté de croire que l'auteur l'a faite d'après une préparation colorée d'une manière défectueuse.

Dans le même embryon, « on peut parfaitement compter plusieurs protosegments entrant dans l'ébauche de la nageoire pectorale, les plus antérieurs bourgeonnant latéralement, tandis que les deux ou trois autres qui suivent ont dû, pour entrer dans l'aire de la même nageoire, se couder en avant ».

Malgré l'épaississement somatopleurique dont la présence a été rappelée dans un passage cité plus haut, l'auteur s'exprime de la manière suivante : « Vu le faible rôle joué par la somatopleure dans ces premières phases du développement, on est en droit d'affirmer que la nageoire pectorale est essentiellement constituée par une zone condensée des bourgeons de plusieurs protosegments. »

Il ajoute en outre : « Le nombre des protosegments qui entrent dans la constitution de la nageoire pectorale est difficile à déterminer. Boyer, dans son travail sur le *Fundulus*, en indique trois, les trois premiers. Chez la Truite, j'en ai compté davantage, au moins

six ou sept, dont les trois postérieurs coudés de la façon indiquée plus haut. »

L'auteur ne donne pas les numéros d'ordre des segments qui, suivant lui, entrent dans la constitution de la pectorale; la figure qu'il donne d'une coupe horizontale d'un embryon de 6 millimètres est, d'ailleurs, extrêmement difficile à lire.

La description du pli ectodermique de la nageoire pectorale ne diffère pas sensiblement de celle qui a été donnée par Boyer pour le *Fundulus*, ni de celle que je donne pour le *Cyclopterus*.

L'exposé du développement du squelette de la pectorale n'est pas très clair dans le travail de Ducret. En outre, il est impossible de le résumer sans figures ; je me bornerai donc aux quelques indications suivantes :

D'après l'auteur, « le procoracoïde ne naît pas indépendant comme le veut Swirski, mais bien comme bourgeonnement dorso-ventral de la portion antérieure et supérieure de la plaque basilaire. » En outre, ce que Swirski considère comme un coracoïde est quelque chose de nouveau que l'on ne rencontre que chez les Poissons osseux, et que Ducret désigne sous le nom de *processus posticus* ou *ensiformis* (processus inférieur de C. Emery).

La ceinture scapulaire cartilagineuse de la Truite, comme celle du Brochet, est percée de trois trous : scapulaire, coracoïdien et procoracoïdien.

« La lame distale qui occupe l'intérieur de la nageoire pectorale se transforme en cinq rayons cartilagineux par apparition de quatre rayons de résorption (p. 29). Parmi ces cinq rayons, les quatre inférieurs sont les basales ou rayons primaires.

« Le bord périphérique de la plaque cartilagineuse, encore composée de tissu primordial homogène, se divise en rayons secondaires plus courts, plus nombreux, en nombre égal à celui des rayons fibreux qui, encore plus extérieurs, soutiennent la palette natatoire (p. 22 et 23). » Ces derniers sont articulés sur les rayons secondaires qu'ils entourent de deux côtés.

En ce qui concerne la nageoire abdominale, Ducret ne dit rien du rôle que joue la somatopleure dans sa formation ; il considère, au contraire, que la première ébauche de cette nageoire est formée par une évagination de l'ectoderme causée elle-même par le bourgeonnement rapide des myomères (p. 26).

De la lame cartilagineuse qui se forme dans l'intérieur de la nageoire abdominale se détachent des rayons cartilagineux sur lesquels viennent s'articuler la base des rayons fibreux. C'est pourquoi, comme Wiedersheim et Dorhn, l'auteur considère la ceinture pelvienne des Téléostéens comme une *pseudo-ceinture pelvienne* provenant de la fusion complète ou de la non-différenciation des *basales*.

IX

RÉSUMÉ.

La description de chacun des stades du développement est suivie d'un court résumé partiel. On trouvera ces résumés aux pages 353 (stade II), 356 (st. III), 362 (st. IV), 370 (st. V), 377 (st. VI), 383 (st. VII), 387 (st. VIII), 390 (st. IX), 394 (st. X), 397 (st. XI), 402 (st. XII), 410 (st. XIII).

En outre, les chapitres III (p. 411) et IV (p. 420) synthétisent les faits relatifs au squelette des nageoires paires et à leurs changements de position pendant le cours du développement.

Il m'a semblé utile d'ajouter ici, aux deux résumés des chapitres III et IV, un aperçu rapide des quelques faits, malheureusement peu nombreux, que j'ai pu découvrir sur les bourgeons musculaires du Cycloptère.

Tous ces différents résumés me permettront d'écourter beaucoup le résumé général qui termine le présent chapitre.

Bourgeons musculaires. — Déjà chez les embryons comptant seulement 19 segments primordiaux, l'angle inférieur externe des

myotomes antérieurs se prolonge en dehors sous la forme d'un mamelon constituant la première ébauche des *parties ventrales des segments* (*ventraler Theil des Urwirbels* de Corning, **15**).

Le premier segment primordial ne présente pas de partie ventrale.

Chez l'embryon possédant 26 segments (fig. 9), les parties ventrales de ces derniers sont déjà beaucoup plus facilement visibles ; celles des segments postérieurs au cinquième sont plus saillantes que les autres et sont légèrement obliques d'avant en arrière et de dedans en dehors.

Lorsque le nombre des segments atteint 32 à 33, les extrémités distales des parties ventrales appartenant aux segments 2 à 5 sont séparées de celles-ci et forment de chaque côté quatre bourgeons musculaires libres dirigés obliquement d'arrière en avant et de dedans en dehors et pénétrant profondément dans le rudiment somatopleural de la pectorale (fig. 41).

Je n'ai pas pu suivre plus loin les bourgeons de la pectorale.

Dans le même embryon, les parties ventrales des segments postérieurs au cinquième se sont considérablement allongés vers l'ébauche de la nageoire ventrale.

Plus tard (stade VI), les parties ventrales des sixième, septième, huitième, neuvième (peut-être même du dixième) segments, atteignent l'ébauche de la ventrale en convergeant vers cette ébauche (fig. 6), et leur extrémité, taillée en biseau, pénètre même sous le rudiment somatopleural de cette dernière (fig. 43) ; mais il m'a été impossible de voir aucune partie se détacher de cette extrémité pour entrer dans le tissu de la future nageoire.

Au stade VII (fig. 7 et 13), il est facile de voir que les parties ventrales des cinquième et septième segments se rendent au prolongement antérieur de l'ébauche de la ventrale et les deux suivants à cette ébauche elle-même. En outre, on reconnaît sans peine que les parties ventrales des segments postérieurs au cinquième, se transforment en rubans musculaires qu'on retrouve chez l'adulte formant la musculature de la paroi abdominale.

Résumé général.

Pectorale. — 1° Le premier rudiment de la pectorale apparaît chez l'embryon vers le moment où ce dernier compte 19 segments primordiaux. Chez ceux qui en ont 22, c'est un épaississement de la somatopleure ayant la forme d'un triangle, situé au niveau des 5 premiers segments. L'ectoderme recouvrant ce rudiment est déjà légèrement épaissi, mais *l'épaississement de la somatopleure précède de quelques heures celui de l'ectoderme.* L'épaississement ectodermique est strictement localisé à la région pectorale.

2° Le rudiment triangulaire s'élargit, puis change de forme et, dans l'embryon à 32 segments, il consiste en une plaque de forme elliptique à grand axe longitudinal, dont la section transversale, triangulaire, est à peu près isocèle. La crête de ce rudiment est occupée par un bourrelet ectodermique parallèle à la ligne médiane dorsale de l'embryon.

A ce stade existent 4 bourgeons musculaires séparés des myotomes 2 à 5. Ils sont encore arrondis et l'antérieur est situé en avant du rudiment de la pectorale.

3° Dans l'embryon à 35 segments primordiaux (stade V), la crête de la colline qui constitue le rudiment de la pectorale décrit une courbe à concavité externe ; la ligne qui joint les deux extrémités de cette courbe représente la future base d'insertion de la nageoire.

4° Lorsque le nombre des segments atteint 35 à 38 (stade VI), la face interne de la colline qui constitue la pectorale est presque taillée à pic, tandis que sa face externe comporte 3 talus successifs, dont le moyen est beaucoup plus raide que les deux autres ; le bourrelet ectodermique est devenu un pli aplati latéralement. Le squelette cartilagineux est apparu, il consiste en lame épaisse étroite (plaque basale), renflée en forme de baguette (ceinture scapulaire) sur son bord proximal.

5° Au stade suivant (VII), la pectorale a diminué d'épaisseur et son talus moyen s'est beaucoup adouci, elle tend à devenir tangente au

vitellus ; en outre, son contour a pris la forme générale d'un ovale dont la partie interne est très large, tandis que l'externe est très étroite. L'ébauche de la clavicule est apparue ; c'est une baguette réfringente très mince faisant un angle aigu à ouverture externe avec le rudiment de la ceinture cartilagineuse.

6° Quelque temps après la différenciation des muscles de la pectorale, la ceinture cartilagineuse consiste en une tige cylindrique presque droite dont l'extrémité coracoïdienne est dilatée et aplatie en forme de raquette. Les fibres cornées sont apparues et les régions dans lesquelles les rayons prendront naissance sont marquées par des languettes mésodermiques triangulaires (stade X).

7° Au stade XII, l'extrémité coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse est dilatée et présente deux apophyses: l'une grêle, affectant la forme d'un ergot (processus médian de C. Emery, procoracoïde de Gegenbaur); l'autre arrondie et peu saillante (processus inférieur de C. Emery). L'extrémité scapulaire de la ceinture est pliée en accent circonflexe à ouverture externe.

La plaque basale est percée d'un trou oblong.

La post-clavicule est apparue ; elle se forme aux dépens d'une ébauche indépendante de celle de la clavicule.

Les rayons de la pectorale sont différenciés, leur extrémité proximale est bifurquée, mais ils n'ont encore aucune articulation transversale.

8° Les supra-clavicules apparaissent après la post-clavicule et, par suite, après la clavicule; elles se forment aux dépens d'une même ébauche indépendante de celles de ces deux dernières (stade XIII).

Au stade XIII, le trou scapulaire de la ceinture scapulaire existe ainsi que les trois trous de la plaque basale. La plupart des rayons sont articulés.

Ventrale. — 9° La nageoire ventrale apparaît environ quarante-huit heures après la pectorale lorsque l'embryon compte 31 à 33 segments et que cette dernière n'est encore qu'une plaque à contour

elliptique et à crête parallèle à la ligne médiane dorsale de l'embryon. Le premier rudiment de la ventrale est un faible épaississement somatopleural en continuité avec celui qui constitue l'ébauche de la pectorale et situé sur le côté externe des sixième, septième, huitième et neuvième myotomes (stade IV).

10° Bientôt après son apparition, l'ébauche de la ventrale est atteinte par les parties ventrales des sixième, septième et huitième segments. L'état de ces parties est d'autant moins avancé qu'elles sont plus postérieures (stade V).

11° Dans l'embryon possédant 37 à 38 segments, la partie ventrale du neuvième segment atteint le rudiment de la ventrale. Les coupes transversales montrent que les parties ventrales qui atteignent la ventrale sont taillées en biseau (à leur extrémité distale) et soulèvent le bord interne du rudiment somatopleural de cette dernière en s'introduisant au-dessous de lui (stade VI).

12° Au stade suivant (VII), l'ectoderme épaissi qui recouvre l'ébauche somatopleurale de la ventrale se renfle en un bourrelet qui ne tarde pas à prendre une courbure à concavité externe. Les parties ventrales des sixième et septième segments se rendent maintenant au prolongement antérieur de l'ébauche de la ventrale ; celles des huitième et neuvième segments seules (peut-être aussi celle du dixième) atteignent la partie principale de cette ébauche. Les trois plus antérieures de ces parties ventrales commencent à se transformer en bandelettes musculaires destinées à constituer la musculature de la paroi abdominale.

13° La ventrale perd sa symétrie en inclinant sa crête en dedans; il en résulte la formation d'une gouttière qui constitue la première ébauche de l'aisselle de la future nageoire (stade VIII). Peu de temps après la formation de cette aisselle apparaît le cartilage de la ventrale (stade IX).

14° Très peu de temps après son apparition, le cartilage de la ventrale se tord sur lui-même et prend bientôt la forme représentée figure 19. En même temps prennent naissance les rayons qui se forment

d'avant en arrière. Le contour des ventrales est alors beaucoup plus large en arrière qu'en avant; leur cartilage est sur le point de s'articuler avec la clavicule correspondante et les nageoires ne sont plus séparées que par un espace trapézoïdal peu considérable (stade XI).

15° Au stade XII (fig. 20 et 21), l'apophyse aliforme du cartilage, d'abord rectangulaire, devient bientôt élargie en éventail; le corps s'agrandit, acquiert le biseau de son bord interne; l'apophyse en forme de bâton apparaît. En même temps, les nageoires ventrales se rapprochent, puis s'accolent par leur bord interne en donnant naissance à un disque adhésif encore échancré postérieurement. Pendant ce temps, les derniers rayons sont apparus et tous sont composés de deux baguettes accolées dont l'inférieure, beaucoup plus longue, a son extrémité conformée en tête triangulaire et articulée avec le bourrelet du cartilage.

16° Dans l'embryon éclos depuis quelques jours et long de $6^{mm},5$ (fig. 7, p. 404, stade XIII), le cartilage de la ventrale est une lame en forme de segment de cercle (corps) à face inférieure concave et à face supérieure surmontée d'une longue apophyse pyramidale. Le bord droit (interne) de ce segment est taillé en biseau, tandis que son bord convexe, renflé en un gros bourrelet, porte cinq facettes articulaires destinées aux cinq rayons les plus postérieurs. En outre, ce même bord se prolonge antérieurement en un appendice bifurqué. La branche interne de bifurcation est grêle, c'est l'apophyse en forme de bâton; l'externe est large et très aplatie, c'est l'apophyse aliforme. Les quatre rayons postérieurs présentent seuls une articulation transversale. Enfin la semelle du disque adhésif porte une couronne de quatorze petits groupes de plaques épidermiques déjà plus ou moins fusionnées (fig. 22).

Squelette des membres pairs de l'adulte : Pectorale. — 17° Le squelette d'origine fibreuse ou dermique comporte une clavicule très développée, deux supra-clavicules et une post-clavicule composée d'une seule pièce.

18° Le squelette d'origine cartilagineuse n'est ossifié que dans quelques-uns de ses points. Le scapulaire présente un corps volumineux contenant un centre ossifié ; ce corps est supérieur et articulé avec la basale du même côté. Il se prolonge vers le bas en une longue tige se rétrécissant progressivement, articulée par son extrémité libre avec le coracoïdien, et par son bord postérieur avec la rangée des quatre pièces basales.

19° Le coracoïdien n'est ossifié que sur ses deux bords antérieur et postérieur. L'ergot (processus médian) qu'on trouve chez l'embryon reste à l'état cartilagineux, tandis que l'apophyse représentant le processus postérieur s'ossifie.

20° Chacune des pièces basales présente un centre d'ossification dont l'étendue relative est d'autant moindre que la basale occupe une situation plus inférieure.

Ventrale. — 21° Le cartilage de la ventrale est pénétré de minces lamelles osseuses orientées en divers sens ; les cinq facettes de son bord externe n'existent plus, on ne trouve sur ce bord que quatre échancrures correspondant aux quatre rayons les plus postérieurs. L'apophyse en forme de bâton est beaucoup plus courte et plus trapue que chez l'embryon ; l'apophyse pyramidale, au contraire, est plus longue.

Les quatre rayons postérieurs de la ventrale ont leur partie distale composée d'un grand nombre d'articles ; les deux antérieurs sont inarticulés.

Musculature de la paroi abdominale. — 22° Chez l'adulte, la musculature de la paroi abdominale se compose de onze rubans musculaires représentant les parties ventrales des myomères 5 à 15. Le ruban le plus antérieur, séparé en deux parties par la post-clavicule, s'attache à la clavicule et à la post-clavicule ; le second, également séparé en deux parties, s'attache au premier et à la post-clavicule. Le quatrième et les suivants, jusqu'au neuvième, sont

recourbés en crochet à leur extrémité distale. Le sommet de la convexité du crochet du quatrième se fixe à l'extrémité postérieure de l'os de la ventrale.

Les onze rubans constituant la musculature de la paroi abdominale de l'adulte résultent de la transformation des parties ventrales des myotomes appartenant aux segments 6 à 16 de l'embryon.

Innervation des nageoires paires. — 23° Si l'on considère le grand hypoglosse des auteurs comme un nerf spinal, la nageoire pectorale est innervée par les quatre premières paires spinales.

24° La nageoire ventrale du *Cyclopterus* est innervée par les cinquième, sixième et septième paires spinales.

Disparition de quelques-uns des segments primordiaux pendant le passage à la forme adulte. — 25° Trente-huit segments primordiaux ont été trouvés chez l'embryon le plus âgé de ceux chez lesquels ils ont pu être comptés ; cependant, l'adulte n'a que 30 myomères et 28 vertèbres.

L'urostyle représentant un certain nombre de corps vertébraux soudés, il est naturel que les myotomes correspondants aient été frappés d'atrophie.

Il est probable, en outre, que le premier segment primordial se soude à la région céphalique ou au second segment. Les raisons qui militent en faveur de cette hypothèse sont :

1° Chez l'embryon, l'état rudimentaire de ce premier segment ;

2° Chez l'adulte, l'innervation de la pectorale par les paires spinules 1 à 4 et l'absence de parties ventrales dans les myomères 1 à 4. (Voir la fin des chapitres V et VI).

Ventrales du Liparis. — 26° Chez le *Liparis*, les ventrales n'apparaissent que longtemps après les pectorales et lorsque celles-ci ayant déjà leur clavicule, leur cartilage et leurs muscles bien développés, jouent un rôle très actif dans la locomotion de l'embryon. En outre,

les ventrales du *Liparis* se développent sur les angles inférieurs de la vésicule ombilicale, ce qui est la conséquence de leur apparition tardive.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. RATHKE, *Bemerkungen über den Bau des* Cyclopterus lumpus (*Lumpfisches, Seehasen*) *Deutsches Archiv für die Physiologie von J.-F. Meckel*, 1822.

2. OELLACHER (J.), *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Bachforelle. Vorlaufige Mittheilung* (*Bericht. naturw.-med. Verein*, Innsbruck, 1879).

3. EMERY (CARLO), *Fierasfer. Studi intorno alla systematica, l'anatomia e la biologia delle specie mediterranee di questo genere* (*Reale Accademia dei Lincei anno CCLXXVII*, 1879-1880).

4. SWIRSKI (GEORG'), *Untersuchungen über die Entwickelung des Schultergürtels und des Skelets des Brustflosse des Hechts* (*Inaugural-Dissertation Dorpat*, 1880).

5. AGASSIZ (ALEXANDER), *On the young stages of some osseous Fishes. Part III* (*Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, vol. XVII, July, 1882).

6. KINGSLEY (J.-S.) et CONN (H.-W), *Some observations on the Embryology of the Teleosts* (*Memoirs of the Boston Society of natural history*, vol. III, number VI, Boston, april 1883).

7. RYDER (JOHN), *A contribution to the Embryography of osseous fishes with special reference to the Development of the Cod* (Gadus morrhua). *United States Commission of Fish and Fisheries. Part X, Report of the Commissioner for* 1882, Washington, 1884.

8. PRINCE (E.-E.), *Point on the Development of the pectoral fin and Girdle in Teleosteans* (*Report of the British Association for the Advancement of Science*, 1886).

9. ZIEGLER (H.-E.), *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen* (*Archiv für mikroskopische Anatomie*, Bd. XXX, 1887).

10. MAC-INTOSH (W.-C.) et PRINCE (E.-E.), *On the Development and life Histories of the Teleosteans Food and other Fishes* (*Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, vol. XXXV, part. III, n° 19, 1887-1888).

11. GUITEL (FRÉDÉRIC), *Recherches sur les Lépadogasters* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 2e sér., t. VI, 1888).

12. — *Sur le développement des nageoires paires du* Cyclopterus lumpus (*Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, t. CXII, 9 février 1891).

13. — *Sur les bourgeons musculaires des nageoires paires du* Cyclopterus lumpus (*Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, t. CXVIII, 16 avril 1894).

14. Boyer (E. R.), *The Mesoderm in Teleosts : especially its share in the formation of the pectoral fin* (*Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, vol. XXIII, n° 2, april 1892).

15. Corning (H.-K.), *Uber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier* (*Morphologisches Jahrbuch*, t. XXII, 1894).

16. Harrison (Ross Granville), *The Development of the Fins of Teleosts* (*Johns Hopkins University Circulars,* vol. XIII, n° 3, Baltimore, april 1894).

17. Ducret (Eugène), *Contributions à l'étude du développement des membres pairs et impairs des poissons Téléostéens, type* Trutta lacustris, 2 pl., Dissertation, Lausanne, octobre 1894.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE VI.

CYCLOPTERUS LUMPUS.

Fig. 1 (× 32). Embryon à 14 segments primordiaux (stade I) rectifié, c'est-à-dire aplati dorso-ventralement, de manière à faire disparaître sa courbure, et vu par la face dorsale.

a, appendices en forme d'ailes formés par la somatopleure et la splanchnopleure ; *c*, épaississement ectodermique destiné à former bientôt le cristallin ; *r*, rétine ; *sp*, segments primordiaux ; *va*, vésicule auditive.

2 (× 32). Embryon à 22 segments primordiaux (stade II) rectifié de la même manière que le précédent et vu par la face dorsale.

a, appendices en forme d'ailes formés par la somatopleure et la splanchnopleure ; *c*, cristallin adhérant encore à l'ectoderme ; *ep*, première ébauche de la nageoire pectorale ; *ll*, ébauche de la ligne latérale ; *ol*, ébauche de l'organe olfactif ; *r*, rétine ; *sp*, segments primordiaux ; *va*, vésicule auditive.

3 (× 32). Embryon à 26 segments primordiaux (stade III) vu par la face dorsale.

a, appendices en forme d'ailes formés par la somatopleure et la splanchnopleure très élargies à ce stade ; *ep*, ébauche de la nageoire pectorale ; *ol*, organe olfactif ; *r*, rétine ; *va*, vésicule auditive ; 1, premier segment primordial.

4 (× 32). Embryon à 32 segments primordiaux (stade IV) vu par la face dorsale.

be, bourrelet ectodermique de la pectorale ; *ev*, première ébauche de la nageoire ventrale ; *i*, intestin ; *p*, ébauche de la pectorale ; *r*, rétine ; *va*, vésicule auditive ; 1, premier segment primordial.

5 (× 32). Embryon à 35 segments primordiaux (stade V) vu par la face dor-

sale. Sa tête a été légèrement écrasée par suite d'un accident survenu pendant le montage.

o, œil ; *p*, ébauche de la pectorale ; l'extrémité du trait touche l'extrémité antérieure du bourrelet ectodermique qui suit la crête de la nageoire ; *v*, ébauche de la ventrale ; *va*, vésicule auditive ; pv_6, partie ventrale du sixième segment rejoignant la région par laquelle se prolonge en avant l'ébauche de la ventrale ; les parties ventrales des deux segments suivants (7e et 8e) se mettent en rapport avec l'ébauche de la ventrale (*v*); pv_9, partie ventrale du neuvième segment qui n'a pas encore atteint la ventrale ; 1, premier segment primordial.

Fig. 6 (× 32). Embryon à 38 segments primordiaux (stade VI) vu par la face dorsale.

c, bord distal convexe du cartilage de la pectorale représenté par un trait simple, mais qui se présente en réalité avec un double contour ; *o*, œil ; *p*, pectorale ; l'extrémité du trait aboutit à la partie antérieure de la nageoire dont la face externe est en pente très rapide, ce qui fait qu'on voit par la tranche l'ectoderme qui la recouvre ; *pe*, pli ectodermique à bord mince formant une marge au limbe de la pectorale ; il se relève dans sa partie antérieure de manière à se présenter presque par la tranche ; pv_6, partie ventrale du sixième segment beaucoup plus étroite que celles des segments suivants ; pv_9, partie ventrale du neuvième segment, maintenant très franchement en rapport avec l'ébauche de la ventrale ; pv_{10}, partie ventrale du dixième segment n'atteignant pas encore l'ébauche de la ventrale, *v* ; *va*, vésicule auditive.

7 (× 32). Embryon au stade VII, vu par la face dorsale.

be, bourrelet ectodermique de la ventrale ; *c*, bord distal du cartilage de la pectorale ; *o*, œil ; *p*, pectorale ; pv_6, partie ventrale du sixième segment primordial ; pv_{10}, partie ventrale du dixième segment primordial ; *v*, ventrale ; *va*, vésicule auditive.

8 (× 32). Embryon au stade VIII, vu par la face dorsale.

be, bourrelet ectodermique de la ventrale devenu saillant et rejeté du côté interne de manière à donner naissance à une gouttière qui représente la première ébauche de l'aisselle de la nageoire ; *i*, intestin ; *o*, œil ; *p*, nageoire pectorale ; *v*, nageoire ventrale ; *va*, vésicule auditive.

PLANCHE VII.

CYCLOPTERUS LUMPUS.

Fig. 9 (× 90). Moitié droite de la région thoracique d'un embryon à 26 segments primordiaux (stade III).

a, appendice en forme d'aile formé par la somatopleure et la splanchnopleure très élargies à ce stade ; *ep*, ébauche de la nageoire pectorale ; pv_6, partie ventrale du sixième segment primordial ; sp_1, premier segment primordial ; sp_5, cinquième segment primordial.

Le contour externe des parties ventrales des segments a été mal rendu

par le graveur. La division en deux zones par une ligne oblique de l'ébauche de la pectorale est due aussi à un manque de soin du graveur.

FIG. 10 (× 59,5). Moitié droite de la région thoracique d'un embryon à 36 segments primordiaux (stade V). Le corps de l'embryon est rabattu sur la gauche et par suite se présente par sa face latérale droite.

p, ébauche de la pectorale ; *cs*, canal segmentaire ; *nt*, néphrostome vu par transparence au travers du cinquième segment ; pv_7, partie ventrale du septième segment, la seconde de celles qui se mettent en rapport avec l'ébauche de la ventrale ; pv_9, partie ventrale du neuvième segment primordial ; son extrémité est bilobée comme celle de la suivante ; elle n'a pas encore atteint l'ébauche de la ventrale ; sp_1, premier segment primordial ; *v*, ventrale.

11 (× 173). Partie plus grossie de la figure précédente.

pd_8, partie dorsale du myotome du huitième segment primordial ; pv_8, partie ventrale du même ; ces deux parties orientées transversalement sont reliées entre elles par une troisième (*pi*) dirigée obliquement d'avant en arrière et de dedans en dehors ; l'analogie de ces trois parties avec celles que présente le muscle grand latéral du tronc de l'adulte est des plus frappantes ; pv_7, partie ventrale du myotome du septième segment supposée coupée transversalement comme celle du huitième segment ; pv_{10}, partie ventrale du myotome du dixième segment à extrémité distale bilobée comme celle du segment précédent et du segment suivant.

12 (× 65). Moitié droite de la région thoracique d'un embryon à 36 segments primordiaux (stade V).

p, ébauche de la pectorale ; sp_3, troisième segment primordial ; pv_6, partie ventrale du sixième segment primordial fortement étranglée vers son extrémité proximale et présentant une forte courbure à concavité postérieure ; pd_7, partie dorsale du septième segment ; pv_7, partie ventrale du septième segment; le contour de son extrémité distale est resté visible comme dans les parties appartenant au segment précédent et au segment suivant ; pv_9, partie ventrale du neuvième segment dont l'extrémité distale sans contour visible a déjà atteint l'ébauche de la ventrale *v*.

13 (× 59,5). Moitié droite de la région thoracique d'un embryon au stade VII.

be, bourrelet ectodermique formant la crête de la ventrale ; *c*, bord distal du cartilage de la pectorale proprement dite ; *cl*, cloaque ; *cr*, bord proximal du cartilage du membre antérieur renflé en une tige cylindrique qui donnera naissance à la ceinture scapulaire cartilagineuse ; cette tige est invisible ici (voir la figure 35, pl. X) à cause du manque de transparence des parties qui l'entourent ; l'extrémité du trait désigne la région coracoïdienne de la future ceinture scapulaire ; *cs*, canal segmentaire ; *ec*, première ébauche de la clavicule ; *nt*, extrémité libre du canal segmentaire contournée en S et terminée par le néphrostome au niveau du cinquième segment primordial ; pv_7, partie ventrale du septième segment, dont l'extrémité distale se transforme en tissu musculaire comme celles des parties ventrales suivante (6e) et précédente (8e) ; pv_{10}, partie ventrale du dixième segment ; *r*, rectum.

FIG. 14 (× 59,5). Pectorale et ventrale droites d'un embryon au stade VIII.

b, bandelette mésodermique formant le prolongement antérieur de l'ébauche de la ventrale ; *be*, bourrelet ectodermique de la ventrale infléchi du côté interne ; *c*, bord distal du cartilage de la pectorale proprement dite ; *cr*, voir l'explication de la figure 13, même lettre ; *ec*, ébauche fibreuse de la clavicule ; *ma*, muscle de la paroi abdominale ; *p*, nageoire pectorale ; *v*, nageoire ventrale.

15 (× 59,5). Pectorale et ventrale droites d'un embryon au stade VIII, mais un peu plus avancé que celui qui a servi à dessiner la figure 14.

Le graveur a par erreur prolongé beaucoup trop loin en avant le pli ectodermique de la ventrale ; dans la figure, ce pli ne dépasse guère l'extrémité du trait *be* que d'environ 2 millimètres.

Les lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

16 (× 59,5). Pectorale et ventrale droites d'un embryon au stade IX.

be, pli ectodermique de la ventrale complètement rejeté sur le bord axillaire de la nageoire et devenu parallèle à l'aire vitelline sur laquelle repose cette dernière ; *ce*, cartilage de l'extrémité antérieure ou de la nageoire pectorale proprement dite ; *cr*, voir l'explication de la figure 13, même lettre ; *cv*, cartilage de la nageoire ventrale ; *ec*, ébauche de la clavicule ; *ma*, muscle de la paroi abdominale ; *p*, nageoire pectorale ; *sh*, muscle sterno-hyoïdien ; *v*, nageoire ventrale.

17 (× 59,5). Pectorale et ventrale droites d'un embryon au stade X.

be, pli ectodermique de la ventrale complètement rejeté sur le bord axillaire de la nageoire et devenu parallèle à l'aire vitelline sur laquelle repose cette dernière ; *ce*, bord distal du cartilage de l'extrémité antérieure ou de la nageoire pectorale proprement dite ; *cr*, point occupé par l'extrémité coracoïdienne de la ceinture scapulaire cartilagineuse ; cette extrémité, renflée en massue, est invisible sur les pièces fixées ; elle n'a pas été figurée ici, mais elle est représentée figure 35, pl. X ; *cv*, cartilage de la nageoire ventrale dont l'extrémité proximale est renflée en massue et légèrement recourbée vers la pectorale ; *ec*, tige réfringente de la clavicule ; *m*, muscle fixé par son extrémité antérieure au bout symphysaire de la clavicule et par son extrémité postérieure au cartilage de la ventrale ; *ma*, muscle de la paroi abdominale ; *r*, languettes de tissu mésodermique de forme triangulaire appuyées par leur base sur le bord distal du cartilage de l'extrémité et occupant la place des futurs rayons de la nageoire ; *sh*, muscle sterno-hyoïdien ; *v*, nageoire ventrale.

18 (× 173). Fragment du bord de la pectorale représentée figure 17, pour montrer à un grossissement plus fort les languettes de tissu mésodermique (*r*), précédant l'apparition des rayons ; *f*, fibres cornées ; elles ont été trop fortement indiquées par le graveur ; *ce*, bord distal du cartilage de la nageoire pectorale.

PLANCHE VIII.

CYCLOPTERUS LUMPUS.

Les figures 23, 24 et 25 ont été dessinées d'après des pièces fraîches, les autres sur des embryons vivants immobilisés au moyen d'un compresseur.

Fig. 19 (× 53). Les deux nageoires ventrales d'un embryon au stade XI. Elles sont encore séparées par un intervalle en forme de trapèze destiné à disparaître lorsqu'elles s'accoleront sur la ligne médiane ventrale pour constituer le disque adhésif.

a, extrémité antérieure des cartilages, contiguë aux extrémités symphysaires des clavicules et destinées à devenir les apophyses aliformes de l'os de la ventrale chez l'adulte ; leur contour est encore arrondi en forme de raquette ; *br*, bord épaissi du cartilage sur lequel se formeront plus tard les facettes articulaires destinées aux rayons ; *c*, cartilages des ventrales ; *cl*, extrémité interne ou symphysaire de la clavicule destinée à s'articuler avec la clavicule du côté opposé lorsque les deux ventrales se seront accolées pour former le disque adhésif ; r_1, le plus antérieur des rayons de la ventrale ; r_4, quatrième rayon de la ventrale, dernier apparu au stade XI.

20 (× 53). Les deux nageoires ventrales d'un embryon au stade XII α. Leurs bords internes sont devenus sensiblement parallèles ; mais elles sont encore séparées par un intervalle rectangulaire destiné à disparaître lorsqu'elles s'accoleront sur la ligne médiane ventrale pour constituer le disque adhésif.

a, extrémités antérieures des cartilages destinées à former les apophyses aliformes de l'os de la ventrale chez l'adulte ; la forme de leur contour commence à s'acheminer vers celle qu'auront plus tard ces apophyses ; *br*, bord épaissi du cartilage sur lequel se formeront plus tard les facettes articulaires destinées aux rayons ; *c*, corps du cartilage ; son bord interne n'est pas encore taillé en biseau ; r_1, le plus antérieur des rayons de la ventrale, apparu le premier ; r_6, le plus postérieur des rayons de la ventrale, apparu le dernier entre les stades XI et XII.

21 (× 53). Les deux nageoires ventrales d'un embryon du stade XII β au moment où elles se soudent sur la ligne médiane ventrale pour constituer le disque adhésif.

a, apophyses aliformes du cartilage de la ventrale ; *b*, premier rudiment de l'apophyse en forme de bâton du cartilage de la ventrale ; *bd*, bord libre du disque adhésif ; *br*, bord épaissi du cartilage sur lequel se formeront plus tard les facettes articulaires destinées aux rayons ; *c*, corps du cartilage de la ventrale ; l'extrémité du trait désigne le bord interne taillé en biseau de ce corps ; *cl*, extrémités symphysaires des deux clavicules ; *e*, échancrure médiane du bord postérieur du disque résultant de l'accolement des bords convexes des deux ventrales ; r_1, le plus antérieur des rayons de la ventrale ; r_6, le plus postérieur des rayons de la ventrale.

Fig. 22 (× 59,5). Disque adhésif et pectorales d'un embryon éclos depuis quelques jours et long de $6^{mm},5$ (stade XIII).

Les rapports des rayons de la ventrale avec le bord du cartilage sur lequel ils sont appliqués ont été très mal rendus par le graveur ; les facettes correspondant aux rayons articulés sont partiellement vues par transparence au travers des rayons qui leur correspondent.

a, apophyse aliforme du cartilage de la ventrale gauche ; *ar*, articulation du cinquième rayon de la ventrale droite ; *b*, apophyses en forme de bâton articulées entre elles dans le plan de symétrie du disque ; *bd*, bord libre du disque portant de chaque côté quatre saillies correspondant aux quatre rayons les plus postérieurs de chaque ventrale ; *c*, corps du cartilage de la ventrale droite taillé en biseau sur son bord interne ; *fa*, facette articulaire destinée au quatrième rayon de la ventrale droite ; *pe*, îlot de plaques épidermiques correspondant au quatrième rayon de la ventrale droite; *ph*, partie horizontale de la pectorale gauche ; *pv*, partie verticale de la pectorale gauche ; r_1, premier rayon (non articulé) de la ventrale droite ; r_6, sixième rayon (articulé) de la ventrale gauche.

23 (× 50). Cartilage de la ventrale gauche d'un embryon au stade XIII vu par la tranche externe.

a, apophyse aliforme ; *b*, apophyse en forme de bâton ; *c*, corps taillé en biseau sur son bord interne ; *fa*, facette articulaire du quatrième rayon ; *p*, apophyse pyramidale.

24 (× 50). Cartilage de la ventrale gauche d'un embryon au stade XIII.

Mêmes lettres que dans la figure précédente.

25 (× 50). Cartilage de la ventrale gauche d'un embryon au stade XIII vu par sa face supérieure.

Mêmes lettres que dans la figure 23.

26 (× 240). Groupes de plaques épidermiques polygonales en rapport avec la face inférieure de l'un des rayons de la ventrale au stade XIII.

ar, articulation du rayon ; *r*, rayon de la nageoire.

PLANCHE IX.

CYCLOPTERUS LUMPUS.

Lettres communes à plusieurs figures.

c, corde dorsale.
cm, cœlome.
i, intestin.
m, moelle épinière.
my, myotome.
sc, sclérotome.
sn, splanchnopleure.
st, somatopleure.

Fig. 27 (× 205). Coupe transversale passant par le quatrième segment primordial d'un embryon au stade I.

e, endoderme ; *mi*, masse cellulaire intermédiaire ; *sp*, quatrième segment primordial.

FIG. 28 (× 205). Coupe transversale passant par le cinquième segment primordial d'un embryon pourvu d'environ 19 segments (stade intermédiaire entre le premier et le second).

ec, ectoderme non encore épaissi ; *eh*, évagination hépatique ; *ep*, ébauche somatopleurale de la nageoire pectorale ; *nt*, néphrostome ; *pv*, partie ventrale du cinquième segment primordial.

29 (× 205). Coupe transversale passant par la fin du troisième ou le commencement du quatrième segment primordial d'un embryon du stade II.

ec, ectoderme légèrement épaissi ; *eh*, évagination hépatique ; *ep*, ébauche de la pectorale ; *pv*, partie ventrale du troisième ou du quatrième segment primordial.

30 (× 205). Coupe transversale passant par le sixième segment primordial d'un embryon au stade II.

ep, partie tout à fait postérieure de l'ébauche de la pectorale ; *pv*, partie ventrale du sixième segment.

31 (× 205). Coupe transversale passant par le cinquième segment primordial d'un embryon au stade III.

ec, ectoderme fortement épaissi ; *ep*, ébauche somatopleurale de la nageoire pectorale ; son bord externe s'est trouvé relevé par suite d'une compression latérale subie par l'embryon dans la coque de l'œuf au moment de la fixation ; *a*, aile formée autour de l'embryon par la marge amincie de la somatopleure ; *pv*, partie ventrale du cinquième segment primordial commençant à s'allonger pour entrer dans l'ébauche (*ep*) de la pectorale ; *nt*, néphrostome.

32 (× 205). Coupe transversale passant par le quatrième segment primordial d'un embryon au stade IV.

be, bourrelet épidermique occupant la ligne de faîte de l'ébauche de la pectorale ; *bm*, bourgeon musculaire du quatrième segment primordial complètement détaché de la partie ventrale de ce dernier ; *eh*, évagination hépatique ; *ep*, ébauche somatopleurale de la pectorale ; *pv*, partie ventrale du quatrième segment primordial.

33 (× 205). Coupe transversale passant par le septième segment primordial d'un embryon au stade IV.

ec, ectoderme légèrement épaissi ; *cs*, canal segmentaire ; *ev*, ébauche somatopleurale de la nageoire ventrale ; *mi*, masse cellulaire intermédiaire ; *pv*, partie ventrale du septième segment primordial s'allongeant vers l'ébauche de la ventrale *ev*.

34 (× 205). Coupe transversale passant par le septième segment primordial d'un embryon au stade V.

ec, ectoderme fortement épaissi ; *cs*, canal segmentaire ; *ev*, ébauche somatopleurale de la nageoire ventrale ; *mi*, masse cellulaire intermédiaire ; *pv*, partie ventrale du septième segment considérablement allongée et pénétrant dans l'ébauche de la ventrale par son extrémité distale.

34 *bis* (× 570). Coupe transversale du bourrelet ectodermique occupant la ligne de faîte de la pectorale d'un embryon du stade V.

On distingue de chaque côté du bourrelet la couche profonde dont les noyaux sont orientés obliquement, les noyaux superficiels et la cuticule. Dans le bourrelet, la couche ectodermique profonde s'évagine et commence à former le pli qu'on trouve très développé dans les stades suivants.

PLANCHE X.

CYCLOPTERUS LUMPUS.

Fig. 35 (× 112). Nageoire pectorale d'un embryon du stade X dessinée d'après une pièce fraîche.

cd, extrémité coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse élargie en un disque de même épaisseur que cette dernière ; *cr*, ceinture cartilagineuse ; *ec*, ébauche de la ceinture scapulaire fibreuse représentée seulem nt à ce stade par le rudiment de la clavicule ; *fc*, fibres cornées destinées à donner naissance aux rayons de la pectorale en se réunissant en faisceaux compacts ; *pb*, plaque cartilagineuse basale ; *sl*, extrémité scapulaire de la ceinture cartilagineuse.

36 (× 112). Squelette de la nageoire pectorale d'un embryon du stade XI dessiné d'après une pièce fraîche.

tr, trou percé dans la plaque basale ; c'est le trou qui, plus tard, sera situé entre la deuxième et la troisième basale, c'est-à-dire celui qui se trouve le plus rapproché de l'extrémité coracoïdienne de la ceinture scapulaire ; les autres lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

37 (× 86). Nageoire pectorale d'un embryon au stade XII, dessinée d'après une pièce fraîche.

cr, ceinture cartilagineuse ; *ec*, ébauche de la ceinture fibreuse représentée seulement à ce stade par le rudiment de la clavicule ; *pb*, plaque basale ; *pcl*, post-clavicule ; *pi*, processus inférieur du coracoïdien ; *pm*, processus médian du coracoïdien ; *r*, rayons ; *sl*, région scapulaire de la ceinture cartilagineuse ; *tr*, trou percé dans la plaque basale dans la région où se formera plus tard la limite commune aux basales 2 et 3.

38 (× 59,5). Nageoire pectorale d'un embryon du stade XIII.

cr, ceinture cartilagineuse ; *ec*, extrémité supérieure de la clavicule ; *ec'*, extrémité inférieure de la clavicule ; *pb*, plaque basale encore en continuité de substance avec la ceinture cartilagineuse, percée de trois trous, mais non encore divisée en pièces basales ; *pcl*, post-clavicule ; *pi*, processus inférieur de la région coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse ; *pm*, processus médian de la région coracoïdienne de la ceinture cartilagineuse ; *r*, rayons ; scl_1, scl_2, supra-clavicules supérieure et inférieure ; *sl*, région scapulaire de la ceinture cartilagineuse ; tr_1, trou percé dans la plaque basale dans la région où se formera la limite commune aux basales 2 et 3 ; tr_2, trou percé dans la plaque basale dans la région où se formera la limite commune aux basales 3 et 4 ; tr_3, trou percé dans la plaque basale dans la région où se formera la limite commune à la basale 4 et au scapulaire ; *ts*, trou scapulaire.

FIG. 39 (Gr. nat.). Squelette de la nageoire pectorale gauche de l'adulte, vu par sa face externe.

ai, extrémité inférieure de l'appendice inférieur que porte la face postérieure de la clavicule ; *as*, appendice supérieur que porte la face postérieure de la clavicule ; b_1 à b_4, basales ; *cd*, coracoïdien ; *cl*, clavicule; *fa*, face antérieure de la clavicule formant le bord postérieur de la fente respiratoire (ouïe) ; *pm*, processus médian du coracoïdien ; scl_1, scl_2, supra-clavicules supérieure et inférieure ; *sl*, scapulaire ; tr_1, trou situé entre la basale 2 et la basale 3 ; tr_2, trou situé entre la basale 3 et la basale 4 ; tr_3, trou situé entre la basale 4 et le scapulaire ; *ts*, trou scapulaire.

40 (Gr. nat.). Scapulaire coracoïdien et basales gauches d'un adulte, vus par leur face externe.

b_1 à b_4, basales portant chacune un centre d'ossification d'autant moins étendu que la basale qui le possède est plus rapprochée du coracoïdien ; *cd*, coracoïdien ossifié sur ses bords antérieur et postérieur ; *cr*, tige cartilagineuse appartenant au scapulaire, auquel elle forme un long prolongement inférieur et qu'elle met en rapport avec le coracoïdien ; *pi*, processus inférieur ossifié du coracoïdien ; *pm*, processus médian du coracoïdien resté à l'état cartilagineux ; *sl*, corps du scapulaire présentant un volumineux noyau ossifié ; tr_1, trou situé entre la basale 2 et la basale 3; tr_2, trou situé entre la basale 3 et la basale 4 ; tr_3, trou situé entre la basale 4 et le scapulaire ; *ts*, trou scapulaire.

41 (× 205). Portion d'une coupe longitudinale perpendiculaire au plan de symétrie d'un embryon au stade IV.

bm_2 à bm_5, bourgeons musculaires des segments 2 à 5; *c*, corde dorsale; *ec*, ectoderme coupé très obliquement ; *ep*, ébauche somatopleurale de la pectorale ; my_2 à my_6, myotomes des segments 2 à 6 ; pv_2 à pv_5, parties ventrales des segments 2 à 5 ; *sc*, sclérotome.

42 (× 205). Coupe transversale passant par la nageoire pectorale gauche d'un embryon au stade VI.

ao, aorte ; *be*, pli ectodermique occupant la ligne de faîte de l'ébauche de la pectorale ; *c*, corde dorsale ; *cs*, trois sections transversales de l'S formé par l'extrémité antérieure du canal segmentaire ; la section la plus rapprochée du plan de symétrie confine au néphrostome ; *ep*, ébauche de la pectorale ; *i*, intestin ; *m*, moelle épinière ; *my*, myotome ; *rc*, rudiment du cartilage de la pectorale ; *sc*, sclérotome ; *ts*, *tm*, *ti*, talus supérieur moyen et inférieur de la face externe de la pectorale.

43 (× 205). Coupe transversale passant par le huitième segment primordial d'un embryon au stade VI.

ao, aorte ; *c*, corde dorsale ; *cs*, canal segmentaire ; *ec*, ectoderme ; *ev*, ébauche somatopleurale de la ventrale gauche fortement soulevée sur son bord proximal par la partie ventrale du huitième segment primordial ; *i*, intestin ; *m*, moelle épinière ; *my*, myotome ; *pv*, partie ventrale du huitième segment primordial ; *sc*, sclérotome.

44 (× 205). Coupe transversale passant par la nageoire pectorale gauche d'un embryon au stade VII.

ao, aorte ; *be*, pli ectodermique occupant le bord libre de la pectorale ; *c*, corde dorsale ; *cs*, extrémité antérieure de l'S formé par le canal segmentaire ; *cp*, cartilage de la pectorale ; *ep*, ébauche de la pectorale ; *i*, intestin ; *m*, moelle épinière ; *my*, myotome ; *sc*, sclérotome ; *ts*, *tm*, *ti*, talus supérieur moyen et inférieur de la face externe de la pectorale.

Fig. 45 (× 205). Coupe transversale passant par la nageoire ventrale gauche d'un embryon au stade VII.

ao, aorte ; *be*, bourrelet ectodermique occupant la ligne de faîte de l'ébauche de la ventrale ; *c*, corde dorsale ; *cs*, canal segmentaire ; *ev*, ébauche mésodermique de la ventrale ; *i*, intestin ; *m*, moelle ; *my*, myotome ; *sc*, sclérotome.

46 (× 205). Coupe transversale de la ventrale droite d'un embryon du stade IX.

be, pli ectodermique occupant le bord libre de la nageoire ; *cv*, ébauche du cartilage de la ventrale ; *ev*, ébauche mésodermique de la ventrale ; *fe*, face externe très étendue de la nageoire ; *fi*, face interne de la ventrale fortement repliée en gouttière.

TABLE SOMMAIRE.

NOTE

SUR

LA COULEUR DE LA POURPRE

TIRÉE DES MOLLUSQUES

Le savant collaborateur des *Archives*, M. Dedekind, qui a bien voulu m'adresser le résumé de ses études sur la pourpre des anciens, qu'on trouvera plus loin, avait parfaitement raison de dire, dans l'aimable lettre qu'il m'adressait, que « des recherches libres et indépendantes peuvent s'allier au respect le plus profond des personnes ».

Il n'y a que les esprits chagrins, toujours prêts à critiquer par jalousie, par amour de la critique et de la controverse, et non de la vérité, qui peuvent prendre mal des études sérieusement faites, conduisant à des résultats nouveaux et opposés à ceux qu'on a trouvés soi-même. La cordialité la plus parfaite peut s'allier certainement avec les opinions les plus diverses déterminées par des travaux consciencieux donnant naissance à des interprétations variées et parfois totalement différentes, parce que les auteurs sont partis de points de vue peu semblables, mais toujours inspirés par l'ardent amour de la vérité.

Je remercie M. Dedekind de la parfaite courtoisie de ses observations, et de l'empressement qu'il a mis à me communiquer, en français, le résumé de ses importantes observations.

Il avait bien raison encore de me dire que les recherches des antiquaires et des archéologues relatives aux caractères cunéiformes et aux hiéroglyphes m'étaient inconnues à l'époque où, en 1858, je publiais mon mémoire. Je dois avouer que, aujourd'hui encore, ces

études ne me sont guère familières, et c'est parce que j'ai senti combien il importait aux naturalistes de les connaître, que j'ai tenu à insérer dans *mes Archives* le travail du savant égyptologue viennois.

Certainement ce travail intéressera les zoologistes.

Il est un point sur lequel je désire appeler l'attention. Il est très limité. Je veux parler de la couleur, de la nuance, du ton de la pourpre naturelle.

On connaît les opinions des nombreux auteurs, des poètes qui ont parlé de la pourpre. D'après un passage de mon mémoire, on doit croire que j'ai pensé que c'était primitivement la pourpre violette qui fut employée par l'art industriel des peuples de l'antiquité. Il m'est difficile, sur ce point, de modifier mon opinion, et j'ose espérer qu'il sera possible de convaincre le lecteur. Je crois que pour cela il suffira de bien poser la question.

La couleur pourpre n'existe pas toute faite chez les animaux. La lumière solaire doit la développer. C'est là un fait certain connu de tous et de tout temps et répété par tous les auteurs. Si la lumière fait passer du blanc au pourpre une matière, c'est que la matière est photogénique, et si les anciens n'ont pas usé de cette propriété pour faire des photographies, c'est que l'art de la photographie ne leur était pas connu. Les faits démontrant cette vérité ne sont douteux pour personne, et je crois qu'après Réaumur, Duhamel, avant eux bien d'autres qui avaient marqué ou taché des étoffes, leur linge, leurs manchettes, par exemple, ou autres parties de leur vêtement, le matelot qui me montra comment il marquait ses hardes avec des signes peints à l'aide du *Corn de feld*, avaient appris cela par tradition. La tradition elle-même est née de la plus vulgaire observation.

J'ai de très nombreux essais de dessins faits avec de la pourpre, à Mahon, à Marseille, à la Rochelle en 1858 et 1859. J'ai des portraits qui ont conservé leur admirable coloris, et c'est sur le ton de ce coloris que je voudrais me trouver d'accord avec l'opinion générale des historiens et des poètes anciens.

Quand, dans les collections, on conserve dans les liquides les animaux, des Murex et des Pourpres, dont la coquille a été brisée, afin de mettre en contact avec le liquide le corps de l'animal plongé dans l'alcool, on voit sur le manteau la bandelette de la glande à pourpre qui, exposée à la lumière, s'est colorée d'une teinte violette magnifique dont l'éclat est superbe et la fraîcheur du ton souvent remarquable.

Mais c'est du violet et rien que du violet que l'on y voit. Le rouge de carmin, par son mélange avec un bleu de Prusse léger et transparent, donne le ton. C'est un violet plutôt rosé que bleuâtre, quelquefois très foncé et très sombre.

Et jamais on ne trouve du rouge vif proprement dit.

Quand je faisais de très nombreuses photographies, en prenant la matière visqueuse de la bandelette, j'avais pour habitude, tenant l'animal entre l'index et le pouce, de fendre son manteau et d'en rabattre les lambeaux sur l'ongle du pouce afin de prendre un point d'appui et de brosser la glande à pourpre avec un pinceau dur qui se chargeait de la matière destinée à être étendue sur la soie ou une étoffe quelconque.

Dans ces conditions, mon ongle s'empourprait peu à peu et lentement, mais sûrement et profondément, et sa couleur acquise ne disparaissait qu'avec son accroissement.

Combien de fois m'est-il arrivé que des personnes me disaient, en voyant l'ongle de mon pouce : « Vous vous êtes blessé. Vous saignez. »

Dans ce cas, et l'on peut répéter l'expérience qui ne manquera jamais de réussir très exactement, on le voit, la couleur pourpre d'un beau violet rosé aurait conduit à cette idée que la couleur de la pourpre était le rouge du sang.

Oui, sans doute, mais il faut définir le rouge, et quand on prend les cercles chromatiques de Chevreul, on voit quelle variété infinie existe dans cette couleur. On voit surtout combien une définition du rouge est difficile. Les vins sont rouges, mais quel en est le ton ?

Il est infiniment varié. Le sang de même est rouge, le sang artériel, le sang veineux, le sang figé, le sang desséché, sont rouges, mais chacun à sa manière. Le carmin et le vermillon sont aussi rouges, la litharge, le minium, l'ocre rouge de même. On voit tout de suite quelle variété infinie présente cette couleur.

J'ai des dessins faits en 1858, aux îles Baléares, à Mahon, avec la matière fournie par la *Purpura hœmastoma*, la *Pourpre à bouche de sang*, qui rappellent absolument la couleur rouge sombre du sang desséché, d'où le nom de la coquille. Cela ne fait pas le moindre doute, mais en y regardant bien, on voit que cette couleur renferme du bleu, et que, bien que rappelant la teinte sombre du sang desséché, elle n'en est pas moins d'un violet sombre, plus voisin du rouge que du bleu.

Quant aux échantillons de couleurs accompagnant mon mémoire de 1859, l'on sait combien il est difficile d'obtenir de la chromolithographie les teintes exactes qu'on lui demande et dont on fournit les modèles, ces figures ne donnent pas une idée très exacte de la vraie teinte obtenue avec le suc des animaux divers qui y sont désignés.

Je ne veux donc pas nier que la pourpre des anciens ait imité la couleur du sang, et l'exemple que je rappelle de mon ongle empourpré semble bien démontrer que, dans le langage ordinaire comme dans celui figuré des poètes, *les pourprés* signifiaient les hommes souillés de sang ou les cruels qui le répandaient.

Il me semble donc qu'à ce point de vue il n'est pas difficile de s'entendre.

Mais ce qui ressort de mon travail et de celui de M. Letellier qui a analysé plus minutieusement que moi la matière à pourpre prise en elle-même, puisqu'il en a obtenu des cristaux, c'est que par la voie naturelle déterminante de la couleur, par l'action de la lumière solaire, c'est du violet qui apparaît et rien que du violet, et cela par le développement successif du jaune, du bleu, qui, mélangés, donnent du verdâtre, lequel fait place au violet quand le rouge a

paru et s'est mêlé au bleu. Mais celui-ci n'arrive jamais par l'insolation seule à être un rouge absolu.

Il me paraît donc hors de doute que la couleur naturelle, développée spontanément par l'action du soleil, celle qu'on obtient constamment sans le secours de réactifs quels qu'ils soient, a été primitivement le violet variable que nous obtenons encore aujourd'hui par le procédé naturel et que nous ne dépassons pas.

Ne connaissant pas, en 1859, tous les faits archéologiques qu'a pu recueillir M. Dedekind par ses études poursuivies avec une persévérance et une habileté très grandes, ne pouvant surtout lire les caractères d'écriture d'un autre temps, il m'était difficile de faire plus que je n'ai fait, et cependant, l'avouerai-je, je crois devoir maintenir encore mon affirmation : à savoir, que, primitivement, la *couleur de la pourpre primitive naturellement obtenue* a dû être un violet, peut-être un peu différent avec les espèces de coquillages, mais un violet.

Ce qui ne veut point dire que cette couleur n'avait point été modifiée et poussée vers le rouge sombre par les procédés techniques de la teinture des anciens, qui nous sont encore inconnus.

A-t-on bien trouvé l'indication des procédés vrais par lesquels les teinturiers obtenaient les plus beaux tons ? Il y aurait là un sujet historique fort intéressant à éclaircir. Je crains bien que ce qu'on en dit ne soit pas suffisamment précis pour pouvoir deviner quels étaient les mélanges de matière produisant le rouge pur, si on le produisait.

On s'est aussi occupé de l'odeur de la pourpre, que j'ai comparée à celle de l'ail brûlé ou un peu à celle de la poudre de chasse de l'époque (1859), après avoir déchargé une arme à feu. Cette odeur persiste plus longtemps qu'on ne le croit. Mon ongle empourpré dont j'ai parlé plus haut, tant que sa couleur continuait, donnait l'odeur caractéristique dès que j'envoyais sur elle un peu de vapeur chaude de ma respiration. Cette observation, je l'ai répétée maintes fois ; je faisais renaître l'odeur très appréciable, quoique plus faible.

En résumé, je suis loin d'opposer une négation aux affirmations des savantes recherches d'archéologie. J'admets même que la couleur rouge sombre du sang a pu être reconnue sur les bandelettes et les étuis des momies égyptiennes; mais, ce que je suis bien obligé de répéter et de maintenir, c'est que le développement régulier naturel de la couleur, sous l'influence seule de la lumière et de l'eau, est le violet plus ou moins rosé ou rougeâtre sombre, mais rien qu'un violet variant d'éclat, de ton et d'intensité, et je maintiendrai mon opinion que la plus simple expérience démontre, tant qu'on n'aura pas prouvé le contraire, à savoir, que la pourpre que j'ai obtenue n'était pas suffisamment développée.

Mais aussi je concède que, si les textes conduisent à admettre le rouge comme nuance de cette belle et antique teinture, c'est que les industriels sachant, par un procédé qui nous est inconnu, abaisser le ton ou la quantité du bleu, étaient arrivés à développer artificiellement la quantité du rouge; ils éteignaient le bleu en grande partie, et atténuaient le violet en le poussant ainsi au rouge.

Mais ce qu'il me paraît impossible d'admettre, d'après les expériences faciles à répéter, d'après les produits que je conserve et que je communique à mon savant collaborateur, c'est que ce qu'on appelle aujourd'hui la *pourpre romaine*, la pourpre des cardinaux, la robe rouge de notre magistrature française, ne présentent absolument pas le caractère, à un degré quelconque, de la *vraie pourpre naturelle*, matière animale tirée du manteau des genres *Purpura* et *Murex*.

Le rouge de la matière à pourpre est un rouge de la série des carmins ; le rouge de la pourpre des cardinaux et de la magistrature française est un rouge tiré de la série des rouges vermillons.

Dans le premier cas, la couleur est transparente ; on y démêle, plus ou moins facilement, une pointe de bleu. Dans le second, il y a du jaune et la couleur couvrante n'est pas du groupe des transparentes. Cette différence est fondamentale et explique pourquoi et comment les soies, les lainages teints avec la vraie pourpre offrent

cette demi-transparence, cette chaleur de ton, qui rendaient les étoffes pourprées si précieuses aux yeux des anciens ; elles étaient, pour eux, admirablement belles.

On comprend, comme je l'ai fait remarquer il y a déjà longtemps, que, développée par le soleil, la pourpre, non seulement résistait à la grande lumière des pays chauds, mais, même inondée par les rayons éblouissants du soleil d'Orient, pouvait acquérir encore plus d'éclat.

Combien sont loin de jouir de pareilles propriétés les belles et admirables, mais bien fragiles couleurs, aux tons infiniment variés et charmants, des couleurs tirées de la houille, des Anilines!

La valeur marchande de la pourpre a dû, à toutes les époques, être fort élevée. Quand on cherche dans un mollusque à avoir la matière précieuse, on est frappé sans doute de sa puissance colorante, mais aussi combien d'animaux il fallait pour arriver à teindre un ample manteau !

Les dessins que j'ai faits avec la matière sont toujours d'une exécution défectueuse ; en effet, je devais faire des traits avec une substance presque blanche sur une surface incolore. Cependant, on comprend que les anciens Égyptiens, habiles à manier la couleur dont il s'agit, aient pu s'en servir comme couleur décorative, surtout quand il s'agissait d'une couche uniforme comme celle qu'a recueillie M. Dedekind, qu'il rapporte à la pourpre, sur des objets détachés des momies ou sur le bois de leurs gaines funéraires ou cercueils.

J'ai un dessin fait avec de la matière desséchée depuis vingt-quatre et quarante-huit heures ; la teinte s'était produite identique à celle déterminée par la matière fraîche.

Au moment où j'écris ces lignes, je fais une expérience qui m'est suggérée par les circonstances, et que d'ailleurs je me proposais d'exécuter depuis longtemps.

En 1859, j'avais fait, à Boulogne-sur-Mer, un dessin sur soie avec de la matière à pourpre tirée de la *Purpura lapillus*. Je l'avais fait dans

une demi-obscurité, et après l'avoir bien desséché, je le conservais depuis lors entre deux papiers noirs. Il avait la teinte jaunâtre sale de la première période du virement, et pour cela je l'ai fréquemment montré dans mes cours en le comparant aux épreuves colorées.

Voilà donc trente-neuf ans que la matière est déposée sur un tissu sans s'être aucunement développée.

En ce moment, j'ai humecté le tissu, et faisant une fenêtre au papier noir qui le recouvrait, je l'ai exposé ainsi partiellement à l'insolation. Il a fallu près de trois heures pour faire naître le violet caractéristique. La couleur n'est pas venue aussi belle, et le temps, pour la développer, a été très long.

Mais l'expérience est concluante : la matière à pourpre desséchée, et non influencée par le soleil, conserve ses propriétés caractéristiques, si elle est privée d'eau et mise à l'abri de la grande lumière.

Une observation qui m'avait frappé et que je rapporterai de nouveau, c'est que les tissus imprégnés du suc de la matière à pourpre conservent bien plus énergiquement la couleur lorsqu'elle s'est développée dans leurs éléments mêmes, que lorsqu'ils sont teints avec la matière devenue déjà violette. J'en ai fait souvent l'expérience en lavant au savon les tissus barbouillés de couleur pourpre, la teinte s'effaçait ou pâlissait beaucoup ; tandis qu'après avoir imprégné le même tissu avec une brosse un peu dure en écrasant les cellules et mettant immédiatement le liquide obtenu non encore coloré avec les filaments du tissage, alors, après une dessiccation complète, le lavage ne faisait que très peu perdre de son éclat à la soie, à la gaze ou à la toile fine de fil, devenues pourpres après imprégnation. Il semble, dans ce dernier cas, qu'il s'est fait, dans les éléments de l'étoffe, une sorte d'incorporation du liquide qui, en virant dans les tissus même ainsi imprégnés, s'y est fixé définitivement.

Je crois que le caractère propre de la vraie matière à pourpre est le virage sous l'influence des rayons solaires ; on trouve bien des liquides colorés en violet chez d'autres Mollusques, mais ils sortent

tout colorés des organes qui les produisent. Ils ne sont donc pas caractérisés par ce virage comme les produits du manteau des Murex.

On comprendra qu'après avoir pris communication du travail qu'on va lire, j'aie examiné au Louvre, avec beaucoup d'intérêt, les gaines des momies qui s'y trouvent exposées et les dessins que leurs fonds présentent. On y voit de très nombreux spécimens de figures ou de parties du fond des gaines colorées en rouge. Cette teinte y domine le plus souvent, mais il est important de remarquer que beaucoup de figures à fond rouge n'ont certainement pas la pourpre pour base de leur couleur. Les ocres jouent un grand rôle dans ces peintures.

Dieu me garde de vouloir émettre l'ombre d'un doute sur les faits rapportés par M. Dedekind. Je ne fais ici qu'une simple remarque relative aux gaines peu nombreuses que j'ai pu observer. Mais où la teinte rappelle celle de la pourpre, c'est sur les figures sculptées sur le couvercle et peintes en rouge, ayant souvent aussi de l'or.

Je m'arrête après ces quelques remarques, en faisant observer encore une fois qu'il serait très intéressant de trouver dans l'histoire des teinturiers des temps hiéroglyphiques quels étaient les procédés ou les ingrédients qu'ils employaient pour développer la couleur rouge. Si nous connaissions les procédés pratiques très particuliers qu'ils devaient avoir, les recherches deviendraient plus faciles et leurs résultats plus positifs.

En résumé, je répète que la couleur pourpre, dérivant de la matière animale détachée des Mollusques, se produit spontanément sous l'influence des rayons lumineux, et qu'il ne m'a pas été possible de dépasser dans les conditions normales, c'est-à-dire sans réactif autre que la lumière blanche, un violet très variable pour le ton, approchant plus ou moins d'un rouge dérivé du carmin ou mieux du rose violacé; mais jamais, sans autre réactif, je n'ai pu arriver à un rouge sans bleu, d'où j'ai, je crois, très logiquement conclu que la couleur primitive naturelle a dû être un violet plus ou moins varié.

Cette opinion n'infirme en rien les résultats des études très sa-

vantes des nombreux auteurs, et j'ajoute très instructives, car il est bien vrai, comme on nous l'a montré, que ceux qui ont écrit sur la pourpre sont sans nombre et qu'il sera fort utile pour les naturalistes s'occupant de ce sujet spécial de lire ces recherches historiques. Tout peut se résumer dans cette question : La couleur violette que nous donnent les expériences sans réactifs est-elle la même que celle obtenue par les teinturiers tyriens qui, dit-on, fournissaient une pourpre rouge ?

En cherchant bien dans les restes et les ruines des anciens temps, peut-être trouvera-t-on un récit de quelque homme du métier qui, ne voulant point cacher son art, aura libéralement fait connaître ses secrets et ses méthodes de teinture.

H. DE L.-D.

RECHERCHES

SUR

LA POURPRE *OXYBLATTA*

CHEZ LES ASSYRIENS ET LES ÉGYPTIENS

PAR

ALEXANDER DEDEKIND

Conservateur adjoint du Musée égyptien au Musée Impérial de Vienne.

C'est avec quelque hésitation que je réponds à l'aimable invitation de M. H. de Lacaze-Duthiers, notre maître, de publier dans ses célèbres *Archives de Zoologie expérimentale* quelques-unes de mes modestes recherches sur l'histoire et la science étendue de la pourpre.

Il y a quelque temps que j'ai publié des observations égyptologiques sur ce sujet dans le *Journal Viennois pour servir à la connaissance de l'Orient*[1].

Je me permets de donner ci-dessous des extraits de cet article et d'y ajouter quelques-unes de mes nouvelles observations faites tout récemment.

Il ne serait pas difficile de fournir une quantité considérable de faits nouveaux et spéciaux, en recueillant des remarques entièrement éparses dans les bibliothèques du monde entier, car beaucoup de recherches très remarquables ont échappé à l'attention même des savants qui se sont le plus occupés de la pourpre.

1. Wiener Zeitschrift f. d. Kunde d. Morgenl., VIII, p. 74 sq.

Je veux dire qu'une coordination toute spéciale des travaux sur la pourpre n'existe pas, qu'il y a là une grande lacune regrettable pour tous ceux qui s'occupent de cette matière. Il faudrait réunir dans un ensemble organique toute la science collective sur la matière. Il nous manque même, jusqu'à ce moment, un mot répondant à cette nouvelle branche de la science.

Qu'il me soit permis d'ajouter encore quelques mots sur ce point : je crois qu'il est temps de remédier à ce manque de coordination vraiment fâcheux pour tous ceux qui s'occupent des différentes questions relatives au sujet. Il importerait de publier enfin un ouvrage qui pût servir de guide général pour toutes les recherches diverses sur notre sujet.

La multiplicité des recherches sur la pourpre dans les questions photographiques[1], juridiques, chimiques, spectroscopiques, anatomiques, philologiques, historiques, industrielles, etc., est très grande; elle est aussi la cause regrettable de l'éparpillement des documents sur ce sujet; ils sont tellement dispersés en ce moment, qu'il y a des difficultés presque insurmontables pour se procurer même un aperçu sur l'étendue immense des investigations innombrables communes à la science de la pourpre.

Croirait-on, — je ne veux en donner qu'un seul exemple ici, — qu'on trouve les remarques les plus intéressantes sur la pourpre aussi bien dans le livre de M. le professeur *J. Karabacek*, à Vienne, sur des tapis perses appelés « Susand-schird[2] » que dans l'œuvre de M. le directeur *J.-M. Eder*, à Vienne, « Manuel complet de la photographie[3]?

M. Karabacek y donne le résultat des recherches sur les expressions de la pourpre en arabe, en persan, en hébreu (il mentionne

1. Cf. sur les travaux de M. Augustin Lettelier : *Photographische Mittheilungen. Zeitschrift des Vereins zur Foerderung der Photographie der deutschen und schlesischen Gesellschaft von Freunden der Photographie und der photograph. Gesellschaft in Kiel.* Herausgegeben von Prof. Dr. Hermann W. *Vogel*, 26. Jahrgang. Berlin, 1889-90; p. 147 sq. — Cf. Dr J.-M. Eder, *Jahrbuch fuer Photogr. u. Reproductionstechnik f. d. Jahr 1890.* 4 Jahrgang. Halle a. S. 1890, p. 279. Cf. H. de Lacaze-Duthiers, *Mém. sur la pourpre*, p. 24 sq.

2. Dr J. Karabacek, *Die persische Nadelmalerei Susandschird*, Leipzig, 1881, p. 47, 48, 52, note 92, etc.

3. Dr J.-M. Eder, *Ausfuehrliches Handbuch der Photographie.* Halle a. S., 1891.

aussi la pourpre améthyste, appelée : « thekéleth » correspondant au « takiltu » en assyrien) sur la pourpre appelée ὕσγινον chez les Grecs, etc., et M. Eder nous avertit de la sensibilité de la matière de la pourpre sous l'influence de la lumière.

Le docteur *W. Adolphe Schmidt* p. e., un des plus grands connaisseurs de la pourpre, n'a jamais eu entre les mains les dissertations très remarquables *de purpura* des Suédois Elias *J. Bask* (Upsalae 1686) et Benedictus *Roswall* (Lundini 1750). (Voy. pl. XI.) Mais il a connu les titres de ces œuvres. — MM. Dr Elof Tegnér et Dr Annerstedt, bibliothécaires des bibliothèques des Universités de Lund et d'Upsala, ont eu la bonté de m'envoyer ces livres très rares à Vienne.

En effet, il y a partout des savants de notre science (je proposerai plus loin un terme commun pour désigner cette nouvelle branche scientifique) qui ont travaillé sur la pourpre avec les plus grands soins et qui cependant n'ont pas connu leurs résultats respectifs très remarquables concernant le même objet, bien que des recherches savantes eussent été faites précédemment.

D'après tout cela et d'après beaucoup d'autres observations sur ce point regrettable j'ai été conduit à cette conviction qu'il serait nécessaire d'avoir un organe central pour réunir les recherches ayant trait à la pourpre.

Mais comment désigner cette fille de la science nouvellement née ?

Peut-elle rester sans nom ? Il faut donc créer pour cette matière prise dans son ensemble un nouveau terme qui embrasse le tout.

Je propose donc une expression qui semble être la plus convenable, un terme universel : la *Pourprologie*.

Ce serait une science homogène qui contiendrait aussi beaucoup d'idées auxquelles personne n'a pensé jusqu'à présent, par exemple l'idée de la « halographie de la pourpre », qui ferait pendant à la « géographie des plantes », science créée par feu le professeur Grisebach à Goettingue et continuée par feu le Dr Heinrich Moriz Willkomm.

La Pourprologie ! voilà un terme peut-être peu euphonique et qui pourra paraître un peu barbare, parce qu'il est entièrement nouveau dans le monde immense des sciences. Mais à le bien considérer, il est

utile, et j'invite nos très honorés confrères à user dorénavant de ce mot international.

On excusera cette petite digression parce que je désirais montrer que la science dont nous parlons est beaucoup plus étendue qu'on ne l'avait pensé jusqu'à nos jours, science immense qui manquait jusqu'à présent d'un cadre dans lequel la pourprologie se présente comme un ensemble organique très compliqué.

Voici maintenant quelques extraits de mes recherches sur la *pourprologie* quant à l'art industriel et à la langue des Assyriens et des Égyptiens; et je serais heureux si nos très vénérés confrères commençaient aussi à s'occuper pour leur part de la pourprologie assyriologique et égyptologique afin que la science ne soit plus condamnée à marcher aussi lentement, ce qui est toujours le cas tant qu'il n'y a qu'une seule personne qui s'occupe des questions d'une catégorie spéciale.

Le papyrus hiératique n° 3933 parmi les antiquités de la Cour Impériale d'Autriche contient une liste de vêtements et d'autres objets, ainsi que la valeur de ces choses en argent.

M. E. de Bergmann, qui a fait une publication de ce papyrus [1], a essayé l'explication du texte, mais il dit en même temps : « J'ai évité de traduire les noms de ces vêtements parce que nous ne connaissons pas leur signification. » Cette phrase décourageante ne m'a point empêché d'essayer de déchiffrer les énigmes de ces mots dont le sens paraissait voilé.

Voyons maintenant ce que dit la troisième ligne de notre papyrus! En voici la transcription : « qema nofr zay en tan son ar en hat.... »

Qu'est-ce que c'est que cette étoffe « *zay* » ou comme M. de Bergmann le transcrit par « *t'ai* »?

Il y a beaucoup de variantes sur ce mot qui est resté très obscur jusqu'à présent.

La science décidera si je suis parvenu à connaître ce que ce pas-

1. E. von Bergmann, *Hieratische und hieratisch-demotische Texte der Sammlung aegypticher Alterthuemer des oesterreichischen Kaiserhauses* (Wien, 1886) ; pl. I.

sage « qema nofr zay », signifie. Je crois que c'est « belle étoffe de pourpre ».

Il est incontestable que l'expression « zay » peut signifier, selon M. le vicomte E. de Rougé[1], « une partie du vêtement funéraire » après que j'ai réussi à prouver à l'aide des expériences faites à Naples par M. Ernest *Berger*, sur des mollusques à pourpre, qu'un fragment d'une étoffe qui a appartenu à une momie et qui est dans le Musée Impérial à Vienne est de la pourpre[2].

Ce brillant vêtement a une largeur de 31 centimètres et une longueur de 90 centimètres. Il est décoré d'un dessin noir qui a la forme d'un filet. A quelques endroits, la couleur noire change avec bleu (ἀέριον. Cf. J. G. Schneider, — cité ici p. 488, note 3, — p. 391.) En outre, cette étoffe porte le dessin de deux bandelettes jaunes, sur lesquelles sont peints des textes en hiéroglyphes noirs. C'est un vêtement qui était destiné selon le texte à un certain Zaher ou Zehir, prêtre d'Amon à Thèbes. Cet objet se trouve dans la salle IV du Musée Impérial (k. k. kunsthistor. Hofmuseum), dans la vitrine nº IV, sous le nº 100.

Pour prouver incontestablement que cette étoffe fut un fragment précieux venant des milliers d'étoffes de pourpre de l'antiquité, je priai M. Ernest *Berger*, de Munich, bien connu dans la science par ses recherches ingénieuses sur les couleurs des anciens et qui s'était occupé, avec le meilleur succès, surtout de la peinture encaustique de l'antiquité, d'avoir la bonté de faire en Italie, au bord de la mer, des expériences avec la couleur des mollusques qui ont des organes de pourpre. J'espérais par cela avancer mes preuves.

M. Ernest Berger eut, en effet, la grande amabilité de faire des épreuves pratiques à Naples, dans la station zoologique, avec M. le Dr Linden et M. le Dr Schoenfeld. Le succès de ces expériences fut tel qu'il ne resta plus de doute que l'étoffe que j'avais reconnue comme étant de la pourpre fut véritablement teinte avec ce suc si précieux chez les anciens. La couleur de pourpre de l'étoffe susdite montre, selon M. Berger, la même nuance que des restes de couleur conservés dans le musée de Naples, identiques avec la couleur tirée du mollusque maritime « *Murex trunculus* (Linn.) ».

1. *Rec. de travaux*, etc., IV, 16, 94, etc.
2. Cf. *Wiener Zeitschrift f. d. Kunde d. Morgenl.*, VIII, 74 sq.

M. Berger fit quelque temps après cela une exposition pourprologique hautement intéressante dans le Musée de l'Art et de l'Industrie à Vienne, dont le journal *Neue Freie Presse* donna un compte rendu très remarquable[1].

M. Berger a donné des relations très précises sur ses expérienees intéressantes jointes à mes découvertes de pourpre antique dans le Musée Impérial de Vienne.

Les résultats de toutes ces découvertes étaient absolument inattendus pour la science archéologique et grandement appréciés parmi les connaisseurs de l'art antique qui connurent les confirmations, faites par M. Berger, auquel j'avais montré après ses expériences exécutées au bord de la mer, beaucoup de statuettes grecques peintes avec de la pourpre, tant « argaman » que « thekeleth ».

Beaucoup d'échantillons de toile pourprée par M. Ernest Berger dans le golfe de Naples, prirent le chemin des Musées de l'Allemagne. Ce fut surtout M. le directeur Treu, du musée « Albertinum » à Dresde, qui s'intéressa extrêmement à toutes ces choses si étonnantes[2]. La pourpre de ladite étoffe à Vienne est rose comme celle que l'on voit dans la gamme des couleurs de pourpre dans le *Mémoire sur la pourpre* de notre maître, M. de Lacaze-Duthiers[3].

J'ai traduit les textes hiéroglyphiques peints sur le vêtement dont il a été question, et publié la traduction dans le *Journal Viennois pour servir à la connaissance de l'Orient*, VIII, p. 76.

On trouvera là tout ce qui concerne ce point de l'égyptologie.

1. Cf. *Neue Freie Presse*, Wien, 10 april 1894, n° 10,642 [Pourpre]. « Ces échantillons de couleurs de pourpre exposés par M. *Berger*, le plus célèbre connaisseur de l'art technique à peindre chez les anciens, ont constaté la justesse de la pensée de M. le Dr A. Dedekind quant à la pourpre dans le Musée Impérial, tant du textile égyptien que dans beaucoup d'exemples ravissants où des statuettes grecques sont décorées avec de la couleur pourpre, ce qui était échappé parfaitement à nos temps. » — M. Berger a constaté aussi dans son discours du 5 avril 1894, à Vienne, dans ledit Musée, que c'était moi qui avais appelé son attention sur beaucoup de statuettes de l'antiquité conservées dans le Musée Impérial, lesquelles avaient été décorées avec de la pourpre, ce que l'on n'avait pas encore reconnu. M. Berger confirma la justesse de mes observations, montrant que c'était réellement des restes de pourpre que je lui montrais, — de pourpre rouge et de pourpre violette.

2. Cf. E. Berger, Beitraege zur Entwickelungsgeschichte der Maltechnik. 2 Folge, Muenchen, 1895, pag. 68.

3. *Annales des Sciences Naturelles*, 4e série. Zoologie, tome XII; Paris, 1859.

Ayant trouvé le mot égyptien pour la pourpre, j'ai montré aussi comment beaucoup de mots égyptiens hiéroglyphiques et hiératiques s'expliquent quant à l'étymologie simplement par ma découverte de la signification du mot « zay ». J'aurais pu ajouter des centaines d'exemples.

Je ne veux citer que deux ou trois exemples de la revue pourprologique qui s'offrent à l'égyptologue à l'appui de notre sujet.

On a traduit jusqu'à présent le mot « zazau », déterminé avec la maison, toujours par « salle du trône[1] ». Mais il est évident que cela signifie selon mon interprétation « salle de pourpre », comme on parle par exemple à Dresde de la « voûte verte » (Gruenes Gewoelbe) ou à Vienne de la « salle d'or » dans le Musée Impérial, où se trouve la saliera de Benvenuto Cellini.

Un pendant de l'expression pittoresque d'Homère ῥοδοδάκτυλος ἠώς est l'expression hiéroglyphique « zau goreh » ; c'est « le crépuscule de pourpre ». Cf. « Hamlet », I, 1 : « Le matin vêtu de pourpre. »

Un autre exemple extrêmement intéressant qui nous servira de passage pour arriver dans un champ de découvertes pratiques entièrement nouvelles et que je publierai ci-dessous pour la première fois est celui-ci : E. A. W. *Budge* dit dans son livre *The Sarcophagus of Anchnesrāneferab*, p. 134, que le mot « zay » déterminé par un démon (šema) avec le signe du pluriel signifie « devils » (masc. et — avec le t — « devils » fém). C'est bien dit. On voit le démon par le déterminatif. Voilà la traduction bien facilement trouvée. Mais l'origine du sens, c'est-à-dire l'étymologie dudit mot « zay » n'avait pas été reconnue par l'égyptologue. C'est seulement à l'aide de mon indication du mot égyptien signifiant « pourpre » que l'on peut arriver au sens vrai de cette expression. Car comme on appelle souvent le diable le prince des ténèbres, le noir, etc. (Jésus-Christ dit au contraire : « Je suis la lumière »), les Égyptiens ont appelé les démons des « pourprés » à cause du sang qu'ils versaient et que répandent aussi nos bouchers sur eux-mêmes. Le sang de leurs malheureuses victimes a donné le nom à ces démons. On peut aussi voir de tels meurtriers armés

1. Cf. Ed. Naville, Transact. of the Soc. of Bibl. Arch. VII, 124 et 134, « quand tu parais dans la « zati uerti » grande salle du double trône ».

de couteaux formidables dans des sculptures assyriennes [1] ; et il est démontré déjà depuis longtemps que la démonologie égyptienne et assyrienne se ressemblent en beaucoup de points. J'en pourrais donner de nombreuses preuves ; mais je crois que cela ne peut guère figurer dans les sujets d'un journal de zoologie expérimentale.

Notre maître, M. de Lacaze-Duthiers, nous a avertis dans son Mémoire immortel sur la pourpre que la substance de pourpre a une odeur repoussante quand les couleurs se développent [2], fait que l'anglais *Cole* avait observé déjà en 1684 et qu'il a publié en 1685 [3].

Il est intéressant d'observer qu'un passage dans le papyrus Sallier nº 2 mentionne aussi cette odeur au moment où les couleurs brillantes du suc des mollusques maritimes se développent sous l'influence de la lumière, soit du soleil, soit du feu dans les fabriques antiques de pourpre. Il est dit là du *teinturier :* « Ses mains sentent mauvais ; elles ont l'odeur de poissons putréfiés.. les teinturiers abhorrent tout vêtement. »

On n'a pu s'expliquer suffisamment ce passage ; et j'en ai vu des traductions imprimées qui étaient accompagnées d'un point d'interrogation [4]. Mais l'explication est bien claire maintenant quand on se souvient du fait mentionné par notre maître, qui prit connaissance de ces mystères de la nature il y a plus de trente ans, dans le port de Mahon.

Voilà donc prouvée l'exactitude des inconvénients du métier des teinturiers chez les anciens, qui avaient à teindre avec la pourpre, on trouve ces inconvénients caractérisés très justement dans le vieux papyrus égyptien qui se trouve à Londres maintenant.

Le sens de la troisième ligne de notre papyrus qui nous a occupé au commencement est donc parfaitement clair. C'est « de la belle pourpre »

1. Cf. Perrot et Chipiez, *Histoire de l'art dans l'antiquité*, II, 62.

2. Cf. M. J. Schleiden, Das Meer (Berlin 1867) ; dans le chapitre « La pourpre des anciens » (p. 451-455), où Schleiden donne une traduction du récit de notre maître.

3. Cf. J. G. Schneider, Abhandlung ueber die Purpurfaerberei der Spanier in Sued-Amerika ; in Don Antonio de Ulloa, Physikalische u. histor. Nachrichten vom suedlichen u. nordoestl. America. Aus dem Spanischen uebersetzt von Johann Andreas Dieze. II Theil ; Leipzig 1781, p. 409. (Ladite monographie de M. Schneider est sur les pages 377-431). — La lettre de M. Cole « Observations on the purple fish », publiée en 1685, se trouve dans les « Philosophical Transactions », tome 15, p. 1278. On la trouve traduite dans le « Journal des Sçavans » 1686, p. 356.

4. Cf. Spamer's Illustrierte Weltgeschichte ; 3 Auflage (Leipzig 1893), I Band (*Histoire de l'antiquité*), p. 169 : « Die Kleider sind sein Entsetzen (?) » (Les vêtements sont son horreur).

dont il est question. La fin de la phrase veut dire : « bien conservée : la valeur de cette étoffe est en argent » tant et tant. Le reste de la ligne est mutilé.

Au reste, cela n'a point d'intérêt pour les Archives de zoologie expérimentale.

Qu'il me soit permis maintenant d'arriver à une question plus relative à notre sujet. C'est, je crois, une découverte peut-être importante pour Messieurs nos très honorés Confrères.

C'est en France que je publie les observations suivantes qui ont été faites à Vienne.

J'ai parlé plus haut d'un trait d'union à l'aide duquel nous passerions à un chapitre nouveau. C'est le parallèle, l'analogie des couleurs du *sang* et de la *pourpre* « argaman » qui jouent un si grand rôle dans la langue des nations les plus antiques de l'Orient.

Les Égyptiens, les Assyriens et toutes les peuplades grecques de l'Asie au bord de la Méditerranée dont les poèmes d'Homère reflètent les idées artistiques, — toutes ces nations avaient dans leurs récits poétiques ou historiques pompeux une prédilection particulière pour faire des comparaisons entre la pourpre et la couleur du sang.

Ces époques-là nous montrent donc déjà le haut degré du développement de l'art de teindre avec la pourpre. Car cette espèce de pourpre appelée « argaman » en Assyrie et 1000 ou 1500 ans plus tard « oxyblatta » à Constantinople fut le résultat de modifications ARTIFICIELLES du violet et des manipulations très intéressantes que M. Schmidt a si bien décrites.

Le Nestor de notre science, M. *de Lacaze-Duthiers*, nous a averti (p. 62 sq. et 65) « que la couleur *primitive non modifiée*, la *couleur réelle* de la Pourpre, qui dut se présenter la première fois à celui qui en fit la découverte, absolument comme cela est arrivé à tous ceux qui, *sans artifice*, ont essayé la matière sur les grèves des bords de la mer, que cette couleur, dis-je, a dû être pour les anciens, comme elle est pour nous, violette ». Et tout *prouve* la justesse des mots de notre Mentor : « Il paraît donc probable que les modifications du violet qui le rapprochaient plus ou moins du rouge étaient toutes ARTIFICIELLES et dues à des manipulations, à des changements ayant pour but d'a-

juster au goût de l'époque la COULEUR PRIMITIVE » et « la teinte primitive, la couleur naturelle de la pourpre, celle produite par l'exposition de la matière à l'influence de la lumière du soleil, ÉTAIT ET NE POUVAIT ÊTRE AUTRE QUE LE VIOLET. » Il est étonnant, et j'en présenterai des preuves, qu'il y eût dans l'Orient, déjà dans lesdits temps reculés, de telles modifications du violet artificielles que l'on appelait *oxyblatta* plus tard dans l'Occident; et je prie donc notre maître de me permettre de présenter maintenant les preuves que j'ai recueillies à cet égard. Qu'il me soit permis enfin d'achever mon raisonnement, en présentant des découvertes pratiques, faites par moi dans le Musée Impérial de Vienne directement sur la base de mes observations purement théoriques. Je me tiendrais pour très heureux si Messieurs nos Confrères donnaient créance aux résultats de mes recherches.

Il y a beaucoup de passages dans des inscriptions et autres œuvres de la plus haute antiquité qui se rapportent précisément à une pourpre qui avait la couleur du sang, et particulièrement du « sang figé ».

J'ai montré relativement au mot « zay », par un grand nombre de passages dans l'égyptologie qu'ils suggèrent indubitablement l'idée de perdre son sang et de verser le sang à profusion ; et j'ai découvert pour la première fois l'étymologie du mot zay-u (masc.) et zayt-u (fém.), ce qui signifie : des diables, comme E. A. Wallis Budge l'a traduit. Ce mot signifie précisément les « pourprés », parce que ces démons étaient des égorgeurs, des tueurs ensanglantés, couverts de sang de leurs victimes[1].

On voit là très clairement le rapport avec le mot hiéroglyphique : pourpre. Au surplus, j'invoque Homère à mon aide pour accumuler des preuves sur ce que l'antiquité établissait la comparaison de la pourpre et du sang quand elle voulait représenter l'idée du sang figé.

C'est Pline[2] qui dit : « ...unde et *Homero* purpureus dicitur sanguis. » Le Suédois B. Roswall appelle l'attention sur un passage de Gellius[3] qui associe les nuances du sang et de la pourpre. Et W. Adolphe

1. Cf. le mot persan خونکار hun kar, c'est le « bourreau », en turc dans le sens : « dominus vitæ et necis (le souverain) », littéralement : celui qui fait (کار de کردن faire) le sang (خون).

2. Cf. Benedictus ROSWALL, Dissertatio de purpura (Lundini, 1750), p. 4.

3. *Noctes Atticæ*, II, c. 26, 5 : « Aliter sanguis, aliter ostrum. »

Schmidt[1] dit que « blatta » signifie en général du sang figé et que « l'oxyblatta » veut dire le rouge intense du sang figé. C'est ce que le Suédois Elias J. Bask (*Dissertatio de purpura.* Upsalæ, 1686, p. 14 et 15) ne savait pas encore. M. Schmidt accentue encore le fait que le mot hébreu « argaman » est synonyme de *purpura oxyblatta* ou *Tyria*[2].

Je donnerai bientôt une foule de citations et de passages tirés des inscriptions cunéiformes assyriennes, — dont M. W. Adolphe Schmidt n'a pas eu connaissance.

Aristote[3] et Pline[4] rapprochent les couleurs principales de la pourpre, c'est-à-dire le noir et le rouge ; et c'est parfaitement la marque essentielle du sang profusément versé et figé.

Le type de la couleur du sang c'est la pourpre rouge foncé ; il est mentionné aussi, selon M. Schmidt, par Cassiod. *Epp.*, I, 2 : obscuritas rubens, nigredo sanguinea. Corrip., *In laud. Justini minor.*, lib. I, v. 271 : Effigies auro, *sanguis* depingitur ostro.

Et A. H. L. Heeren[5] dit que les mollusques à pourpre dans les mers du Midi, surtout au bord de la Phénicie, auraient un suc spécialement rouge foncé. (Cf. le Mémoire de notre maître, p. 65 : « au moins, » etc.)

On trouve des preuves innombrables d'allusions à la pourpre couleur de sang dans les inscriptions cunéiformes assyriennes.

Ces passages se rattachent de la manière la plus éloquente à la prédilection d'Homère pour les comparaisons entre la couleur de la pourpre et celle du sang (πορφύρεον αἷμα) qui sont des couleurs jumelles.

Je citerai quelques-uns de ces passages. Il est dit dans l'inscription des annales d'Ašurnâsir-abal (885-860 avant notre ère) col. I, ligne 53[6] : « damî-šu-nu kima na-pa(-a)-si šadu-u lu asruup, » *je teignis avec leur sang* (des ennemis) la montagne comme de la laine. Ibid., ligne 97, « argamannu ». C'est de la pourpre rouge foncé qui était

1. W. Adolph Schmidt, Die griechischen Papyrus-Urkunden der Kgl. Bibliothek zu Berlin (1842), III Abhandlung, p. 130, 132, 178.
2. *Loco citato*, p. 134.
3. *Histor. Animal.*, V, 13.
4. *Hist. nat.*, IX, 38, 62 : rubens color nigrante deterior.
5. A. H. L. Heeren, Ideen ueber d. Politik, d. Verkehr u. den Handel der vorn. Voelker der alten Welt (Goettingen, 1796), II, p. 600.
6. Cf. Keil-inschriftliche Bibliothek ; herausgegeben von Eberhard Schrader, I (Berlin, 1889), p. 60 sq.

parmi l'impôt du Ḫindanien Ḫâiân. Ibid., col. II, l. 15 sq. : « Nirbu s'était rebellé... Je tuai dans les montagnes immenses leurs combattants, je teignis *avec leur sang* la montagne *comme de la laine.* »

Salmanassar II (Inscription du monolithe, col. I, l. 47) emploie le même terme. Ibid., l. 50 : la montagne Adduri fut teinte par le sang des ennemis comme de la laine.

Ibid., l. 78 : Je teignis la mer avec leur sang comme de la laine.

Aussi Samši-Rammân (825-812 avant notre ère) dit sur sa stèle qui se trouve à Londres maintenant (col. III, l. 11 et 12) : qu'il teignit, comme de la laine, les places devant les villes avec le sang des combattants ennemis.

Ces exemples confirment ledit haut degré de l'art pourprologique vis-à-vis des résultats des recherches de M. de Lacaze-Duthiers, notre maître, qui dit que la première nuance de la pourpre, aussi chez les anciens, aurait été violette ou bleue. On voit que la couleur de la pourpre rouge a prévalu sur la pourpre violette dans ces temps-là.

Je pourrais citer encore de nombreux exemples pour approcher, comme je le crois, ledit art admirable chez les Assyriens. Mais je pense que ces quelques citations suffiront à notre but. Il faut remarquer que ces inscriptions cunéiformes n'étaient pas encore connues dans la science en 1859 quand M. de Lacaze-Duthiers écrivit son Mémoire immortel sur la pourpre. Peut-être même ces textes assyriens lui sont-ils restés inconnus jusqu'à présent. La division des travaux nous force à nous borner à une certaine science, ou comme l'on disait à Rome : « Quam quisque norit artem in hac se exerceat. »

Il faut demander maintenant : n'est-il donc pas possible de voir même une trace de pourpre rouge foncée (oxyblatta) et originale des anciens ? Toute cette beauté de la pourpre couleur de sang est-elle donc détériorée par l'action dévastatrice des siècles ?

Cette pompe louée directement et indirectement par des papyrus, des parchemins, par des inscriptions cunéiformes, etc., est-ce le reste des splendeurs de cette couleur tant célébrée qui a charmé l'œil aux temps des Pharaons? (Cf. Tertull., *de Idolatr.*, c. 18.) Est-il vrai qu'il n'existe plus de reste de la reine des couleurs dans sa grâce originale avec son éloquente beauté optique ?

Il y a encore des échantillons de pourpre rouge antique, appelée

oxyblatta. J'ai découvert de tels restes dans des cercueils égyptiens de la XXI[e] dynastie et j'ai exposé une planche de bois peinte avec « argaman » dans la collection des antiquités égyptiennes de la Cour Impériale à Vienne.

Mais le Musée égyptien a encore beaucoup d'autres échantillons de peintures égyptiennes en pourpre rouge foncée dans les cercueils de la salle VI, qui sont fermés, parce que la place étroite réservée aux antiquités égyptiennes ne permet pas un déploiement dans les salles comme il serait à souhaiter.

Je crois d'une façon générale que les échantillons les plus vieux de ces décorations avec la pourpre, à couleur de sang figé, ne se trouvent plus que dans les cercueils des hauts fonctionnaires et aussi des dames les plus distinguées de l'Égypte ancienne. Les parois intérieures de tels coffres sacrés ont été parées quelquefois avec un fond de pourpre de ladite nuance, et sur ce fond des compositions mythologiques ont été peintes souvent avec beaucoup d'autres couleurs.

Les anciens occupants de ces cercueils portent quelquefois des masques dorés. Souvent les parties près du visage ou le visage même du défunt sur le couvercle du cercueil sont dorés ainsi que les poignées du couvercle. Nous avons à Vienne un cercueil de la XXI[e] dynastie où les parties dorées ont été grattées. On ne voit que très peu de traces de l'or qui y était autrefois; et c'est spécialement du cercueil extérieur de celui-ci que j'ai exposé une planche pourprée dans les collections de la salle IV. Le cercueil intérieur se trouve au milieu de la salle VI parmi d'autres de la XXI[e] dynastie, qui sont fermés et qui proviennent d'un cadeau du gouvernement égyptien au Musée Impérial, il y a quelques années.

On avait trouvé ces cercueils immenses et empourprés sur les parois intérieures, en 1891, à Thèbes, près Deïr el-Bahari, et M. Lieblein, professeur de l'égyptologie à Christiania, a publié dans son dictionnaire célèbre de noms hiéroglyphiques (supplément, p. 993 sq.) les noms des anciens défunts occupants de ces cercueils d'après la communication de M. Daressy. Cette trouvaille embrassait 153 cercueils et *momies*, selon M. Lieblein; mais les sept cercueils destinés pour Vienne furent envoyés chez nous vides.

Peut-être me dira-t-on qu'il serait à désirer d'avoir aussi l'opinion d'un auteur ancien sur le fait soutenu par moi que dans l'art antique on peignait avec de la pourpre. Il pourrait bien se faire qu'on répondît à ma découverte faite à Vienne: Vous n'auriez pas dû avancer une proposition aussi difficile à établir.

Même sans des témoignages graphiques antiques, — et il y a de tels faits faisant pencher la balance en faveur de la justesse et de la défense de mon opinion que c'est de la véritable pourpre avec laquelle on y a peint, — il serait difficile d'ébranler ma conviction que c'est dans le cas présent un échantillon de la pourpre antique rouge du genre *blatta*, ou *oxyblatta*, ou *argaman*.

Combien de découvertes n'ont-elles pas été faites dans l'art et dans la politique des peuples les plus anciens, combien de choses ont été déchiffrées de nos jours dans les hiéroglyphes, dans les inscriptions cunéiformes, himyariques, etc., dont la littérature des Grecs ne mentionne pas un seul mot[1]?

N'aurait-il pas été très possible que les auteurs grecs et romains ne nous eusssent pas conservé une seule ligne sur les couleurs des anciens[2]? C'est seulement par hasard que Vitruve et Pline nous ont raconté des détails très intéressants sur l'art de peindre avec la pourpre.

Or, est-il jamais arrivé qu'une Minerve soit sortie de la tête de Jupiter dans quelque partie de l'art ou de la science? Plus qu'on le croit, tout ce que le luxe créait dans la splendeur de Rome au temps des empereurs magnifiques avait pris racine dans l'art de la plus haute antiquité. Et tout prouve que l'art des Romains de peindre avec la pourpre plaisait aussi au raffinement des Égyptiens.

Feu le professeur M. Heinrich de Brunn, qui n'a pas connu mon opinion que les Égyptiens au temps des Pharaons peignaient avec de

1. Cf. A H. L. Heeren, *loco citato*, p. 606. « Le manque d'avis. »

2. Cf. Dr Joseph Maria Eder, Ausfuehrliches Handbuch der Photographie. 1. Theil. — 1. Haelfte. 2. Aufl. (Halle a. S. 1891) p. 3 : « Fuer uns hier ist die Schrift « Ueber die Farben » die wichtigste, welche zwar mitunter nicht dem *Aristoteles* selbst, sondern seinem Schueler *Theophrast* oder der peripatetischen Schule zugeschrieben wird, aber nach dem Urtheile Anderer, welche sich auf das Urtheil *Plutarch's* stuetzen, — cf. Die Kritiken ueb. d. Echtheit dieser Schrift in Wilde, Geschichte der Optik, 1838 I, 9, — ganz bestimmt von Aristoteles selbst stammt. »

la pourpre, dit dans son œuvre sur l'histoire des artistes grecs : « Pline compare la simplicité des peintres excellents d'autrefois avec l'art dégénéré de son temps, quoique la *pourpre*, cette couleur si précieuse, *fût employée pour peindre les parois*[1] ».

Le témoin le plus important pour cet art de luxe est Vitruve et à côté de lui nous voyons Pline. M. Heinrich de Brunn n'avait pas su que l'origine de cette coutume des Romains les plus riches remonte jusqu'à l'antiquité des Pharaons!

Jusqu'à présent personne n'a eu même un pressentiment de cette continuité, et c'est ici que j'appelle l'attention de la science sur cette relation continue et surprenante entre l'art de l'Égypte ancienne qui nous a conservé des cercueils dont les parois intérieures furent peintes avec la pourpre, la Grèce antique dont nous avons des statuettes décorées de même, enfin avec les Romains dont nous avons directement des récits sur la manière de faire des couleurs tirées des mollusques à pourpre et destinées pour l'usage des peintres.

Le cercueil dont j'ai exposé une planche peinte avec de la pourpre appartenait à un prêtre nommé Nesi-per-noub [attaché à la maison d'or].

Cet objet a dans notre inventaire le numéro 6270. La couleur de cette pourpre est exactement ce que l'on appelait « *blatta* » ou plutôt « *oxyblatta* » et elle a parfaitement le « color sanguinis concreti » indiqué dans la description de Pline. Voici encore une citation de Cassiodore :

« obscuritas rubens, nigredo sanguine. »
Depingitur ostro[2] !

C'est, on le voit, toute la splendeur des pompes d'autrefois que l'on retrouve dans un cercueil d'un dignitaire, un des plus hauts de la hiérarchie de l'Égypte ancienne. Homère aurait pu voir cette pourpre, comme Moïse a pu voir des papyrus égyptiens exposés dans nos musées maintenant, et on a peint avec cette couleur précieuse d'une manière vraiment prodigue sur la dite planche et sur les parois intérieures des autres cercueils fermés.

1. Heinrich v. Brunn, Geschichte der griechischen Kuenstler. 2 vol. (Stuttgart 1859), p. 225 sq.
2. Corrip. in laud. Justini minor., lib. I, v. 271.

W. Adolphe Schmidt, ce grand savant, dans les questions relatives à la pourpre est obscur sur ce chapitre et ne mentionne là-dessus que quelques mots : « On se servait de la pourpre aussi pour peindre, pour la peinture encaustique et comme encre pour écrire[1]. » Il cite encore M. Schneider[2] qui en parle très exactement. Je donnerai les détails sur ce point, comme on le verra plus loin.

Une des remarques les plus célèbres de Pline est celle où il parle du pendant de la pourpre violette, c'est-à-dire la pourpre tyrienne. Il dit : « At Tyrius pelagio primum satiatur, immatura viridique cortina ; mox permutatur in buccino. Laus ei summa, in colore *sanguinis concreti*, nigricans adspectu, idemque suspectu refulgens. Unde et Homero purpureus dicitur sanguis[3]. »

M. de Lacaze-Duthiers cite aussi ce passage et le pose en regard de ses recherches sur la teinture des étoffes avec le suc violet des mollusques, et notre maître raconte que quand il montra à différentes personnes des échantillons de pourpre faite par lui-même, elles s'écrièrent : Mais c'est violet, et la pourpre des anciens était rouge, suivant notre opinion. On aurait même ajouté : Et la plus belle pourpre, c'est-à-dire celle de Tyr, était rouge de sang (p. 54). Cette opinion de ceux qui parlaient ainsi repose sur la remarque citée de Pline. M. de Lacaze-Duthiers en parle (p. 62) et dit que Pline aurait dit et que chacun après lui aurait répété : que « la plus belle pourpre tyrienne est celle qui a la couleur du sang figé », etc.

C'est cette couleur qui paraît noirâtre quand on la voit de face, celle que nous voyons sur les parois intérieures de divers cercueils de la collection Impériale des antiquités égyptiennes à Vienne.

Le seul savant de nos temps qui parle en détail de la coutume des riches Romains de peindre avec la pourpre, c'est M. Schneider[4].

Les pages les plus intéressantes de cette monographie extrêmement remarquable sont celles où M. Schneider parle des couleurs tirées de la pourpre pour peindre soit les murailles des riches, soit des statuettes, soit des détails dans des tableaux, soit le visage des dames qui corrigeaient de cette façon leur manque de teint rose.

1. W. Adolph Schmidt, *loco citato*, p. 158.
2. Schneider, *loc. cit.*, p. 397 sq.
3. Pline, IX, 38, 62.
4. Schneider, *loc. cit.*, p. 397 sq.

Il cite d'abord le passage fort célèbre de Vitruve[1] qui commence par la remarque d'Aristote, à laquelle il donne un commentaire : « Non habet in omnibus locis, quibus nascitur, unius generis colorem, sed solis cursu naturaliter temperatur. » Puis il fait une description comment on préparait la couleur à peindre tirée des coquilles de pourpre : « Ea conchylia, quum sunt lecta, ferramentis circascinduntur e quibus plagis purpurea sanies uti lacryma profluéns excussa in mortariis terendo comparatur, et, quod ex concharum marinarum testis eximitur, ideo ostrum est vocatum. Id autem propter salsuginem cito fit siticulosum *nisi mel*[2] *habeat* circumfusum. »

M. Schneider continue : « Presque tous les savants, qui ont cité ce passage ont cru que cela avait rapport à la teinture des vêtements de pourpre. Mais Vitruve ne s'occupe pas de cette industrie.

» Dans son œuvre il ne décrit qu'une couleur pour l'usage des peintres et la préparation de cette matière complètement différente de celle employée pour teindre la laine ou la toile. Pour préparer les couleurs pourpres à peindre on cassait le coquillage et on pratiquait des incisions sur le dos du mollusque avec un instrument de fer. Le suc qui sortait en petite quantité, comme la comparaison avec des larmes nous le montre, était broyé dans des mortiers jusqu'à ce qu'il eût atteint le degré nécessaire quant à l'épaisseur et à la couleur. Cette matière était conservée jusqu'à ce qu'on en voulût faire usage, dans du miel afin que la couleur ne devint pas trop sèche et dure et afin qu'elle n'attirât pas d'humidité. Le mot *siticulosum* donne ce double sens. »

M. Schneider dit : « Mais je ne puis décider lequel est le véritable sens de l'auteur ; » puis il continue : « Cette couleur destinée à peindre était nommée ostrum, même expression que pour la couleur employée pour teindre la laine ou la toile. Il est bien possible que l'erreur soit née de là. En outre de cette couleur à peindre on en pré-

1. Vitruvius VII, c. 13.

2. Cf. Plutarque ; Alexander, 36, où il raconte qu'Alexandre le Grand a trouvé à Suze 500 talents d'étoffes πορφύρας Ἑρμιονικῆς, laquelle pourpre avait un âge de 190 ans. La couleur rouge y était si fraîche et si belle parce que la pourpre avait été *mêlée avec du miel*. — C'était donc de la pourpre venue en Perse de la Grèce à peu près en 520 a. C. sous Darius, fils d'Hystaspes (521-487). — Cf. Ezekiel, 27, 7.

parait encore d'autres, mais pas aussi précieuses. Pline les appelle : purpurissum (XXXV, sect. 26). E reliquis coloribus, quos a dominis dari diximus, propter magnitudinem pretii, ante omnes est *purpurissum* e creta argentaria : cum purpuris pariter tingitur, bibitque eum colorem celerius lanis. Praecipuum est primum fervente aheno rudibus medicamentis inebriatum. Proximum, egesto eo, addita creta in jus idem. Et quoties id factum est, levatur bonitas pro numero, dilutiore sanie.

Ces morceaux de terre colorée en pourpre étaient vendus aux peintres et aux dames sous la forme de petites pièces carrées. Les dames se peignaient le visage avec cette couleur. Puisque Pline dit « cum purpuris tingitur », il semble qu'il veuille parler de la préparation de la pâte pourprée avec de la craie (dont M. Schneider a parlé plus haut selon Rabbi Moses, p. 387 sq. Schneider).

Il est bien possible qu'on obtînt par cette mixture une couleur de pourpre plus pâle, et que cette pâte de pourpre fût d'une utilité secondaire dans l'art de la teinture.

Pline décrit une troisième espèce de couleur de pourpre sèche pour les peintres (XXXV, sect. 27) selon Dioscorides, V, cap. 107 ; on l'obtenait de l'écume qui flottait sur la surface des chaudrons dans lesquels on faisait bouillir la pourpre. « Indici alterum genus est in purpuratis officinis innatans cortinis, et est purpurae spuma. » Incontestablement les anciens savaient faire servir à des usages divers le suc des mollusques à pourpre.

On voit par ce passage très intéressant de M. Schneider que la coutume de peindre avec de la pourpre était très usitée chez les Romains. Pourquoi n'en aurait-il pas été de même chez les Égyptiens qui aimaient tant le luxe? La belle couleur rouge foncé des peintures du fond des cercueils égyptiens conservés au Musée Impérial à Vienne nous montre exactement cette teinture de la couleur du *sang figé*.

Si l'on décorait les momies des plus hauts prêtres avec des masques dorés, pourquoi n'aurait-on pas décoré aussi soit les parois de leur dernière demeure, soit le corps des défunts même avec de la pourpre qui était une couleur si estimée? Cf. TERTULL., *de Idolatr.*, c. 18; *Pap. Harris*, n° 1.

D'après mes observations, on peut dire qu'il est de règle que sur les momies égyptiennes recouvertes d'un masque doré on trouve des décors de pourpre ; soit que le corps de la momie porte des bandelettes de byssos pourpré, soit que les parois intérieures des cercueils soient peintes avec la pourpre. Mais il n'est pourtant pas de règle que les deux choses s'y trouvent réunies. Nous avons par exemple une momie dans le Musée de Vienne avec un masque doré, quoique le cercueil soit un simple coffre de bois avec quatre coins. Mais le vêtement de la momie est, suivant mon opinion, de la pourpre que les Éthiopiens appelaient azmar ou kabed, c'est la couleur du foie, rouge brun (« Leberfarbe » en allemand). Cependant beaucoup d'autres cercueils et des plus hauts fonctionnaires de la XXIe dynastie montrent, à l'intérieur, des peintures sur un fond de pourpre que les Hébreux appelaient « argaman » et les Assyriens « argamanu ».

Voilà donc qu'on voit vérifiée maintenant dans des cercueils égyptiens du XIe siècle avant notre ère l'affirmation précise et théorique de M. Schmidt : « On se servait aussi de la pourpre comme de couleur pour peindre[1]. » Il ajoute : C'était de même pour l'encaustique[2], et enfin on se servait aussi de la pourpre comme encre à écrire.

Je ne sais trop d'où il a tiré cette dernière remarque ; mais on ne peut douter qu'il n'ait eu les meilleures preuves pour avancer cette affirmation. En tous cas, cette remarque qu'on se servait de la pourpre aussi pour écrire chez les anciens explique au surplus le groupe [hiéroglyphes] (sacha ta zait) où l'idéogramme de l'encrier est suivi du mot *pourpre*[3]. Le mot gothique « gameljan », qui signifie aussi bien *écrire* que *peindre*, est un pendant à la coutume des Égyptiens de se servir de l'idéogramme de l'encrier pour les expressions « écrire » et « peindre[4] ».

1. W. Adolph Schmidt, *loc. cit.*, p. 158.
2. Cf. les portraits égyptiens encaustiques de M. Théod. Graf à Vienne. — Georg Ebers, Die hellenistischen Portraits aus dem Faijûm. Ces portraits ont été trouvés en hiver 1887-88 par des Arabes dans la nécropole du vieux Kerke près El-Rubaijat en Égypte. Ces portraits très remarquables ont été exposés à Vienne (I Kolowratring n° 7) dès le 5 mars 1896.
3. Papyrus Harris n° 1 : 14 b. 13 ; 63 b. 17.
4. Cf. Codex argenteus à Upsala, page de St. Marc, VII, 3-7, lin. 17. — On y voit le mot « gamelif » (écrit ou peint) en écriture gothique d'argent sur du parchemin teint avec de la *pourpre améthyste*. (Cf. H. de Lacaze-Duthiers, *Mémoire sur la pourpre*, p. 81, etc., surtout p. 83, n° 5, parmi les couleurs et nuances naturelles de la pourpre.) — Otto v. *Leixner*, Deutsche Literaturgeschichte.

Les bandelettes de la momie d'un prophète de Ptah, nommé « Onemher » (fils de la dame Tahebes) dans le Musée Impérial de Vienne (au milieu de la salle No. XX) sont un exemple très remarquable pour ma déclaration faite plus haut que des prêtres égyptiens d'un haut rang, surtout ceux qui étaient couverts dans leurs cercueils d'un masque doré, portent aussi quelquefois des vêtements de pourpre. Cette momie se trouve dans un coffre presque rectangulaire et appartient aux temps ptolémaïques.

La couleur de cette étoffe est rouge brun. L'expression pour cette nuance spécifique s'est conservée, comme j'ai dit plus haut, en éthiopique dans les termes azmar ou kabed, qui signifient rouge brun, la couleur du musc, du foie et aussi la *pourpre*[1].

Le choix pour les différentes nuances de la pourpre était une vraie question de mode à Rome. Nous le savons surtout par Cornélius Népos[2]. Il n'est pas rare qu'une couleur qui plaisait à une certaine époque et qui indiquait une marque de distinction disparût quelques siècles plus tard. Cornélius Népos montre ce fait très clairement. Il semble qu'il en fût de même pour ladite couleur; car cette couleur du foie que les vêtements de pourpre avaient quelquefois ne jouissait pas de la faveur des Romains au temps de Cicéron, puisqu'il dit que des hommes privés portaient aussi des bandes de pourpre, mais seulement de pourpre plébéienne et *presque brune*[3].

La pourpre des bandelettes du prêtre égyptien Onemher montre précisément cette nuance.

Qu'on me permette d'ajouter à cette occasion qu'on a trouvé en 1884 à Akmim (Lycopolis des anciens) une nécropole chrétienne dont les tombeaux les plus anciens sont du IIe ou IIIe siècle de notre ère. Les cadavres y portent leurs vêtements de fête et M. Gerspach[4] dit des étoffes : « En général ces morceaux sont d'une seule couleur pourpre ou

1. Cf. A. Dillmann, *Lexicon linguæ æthiopicæ.*
2. Cf. Pline, lib. IX, 39. — Cf. Elias J. Bask, Dissertatio de purpura; Upsalae, 1686; p. 42:... quod Plinius innuit lib. 9. 39. Cornelium Nepotem citans, dicentem : « Me juvene violacea purpura vigebat ; cujus libra denariis centum venibat ; nec multo post rubra Tarentina, huic successit dibapha Tyria, quae in libras denariis mille non poterat emi. »
3. M. J. Schleiden, *Das Meer* (Berlin, 1867), p. 452.
4. M. Gerspach, Les Tapisseries coptes; Paris, 1890.

brune. » E. A. Wallis Budge cite ces mots dans son ouvrage « The Mummy[1] ».

Je crois que c'est aussi de la vraie pourpre puisqu'il est très vraisemblable qu'on ensevelissait en Égypte, dès cette époque-là, les morts avec leurs plus beaux vêtements, comme on le fait aussi de nos jours en Autriche et ailleurs, et l'emploi de la pourpre était énorme en Égypte dans ces temps-là. (Cf. W. A. Schmidt, *l. c.*, p. 211.)

Cette couleur qualifiée par M. Gerspach de « pourpre ou de brune » est exactement la nuance de la couleur des vêtements qui entourent à ce moment encore la momie dudit prophète nommé Onemher.

Nous savons par le grand Papyrus Harris n° 1 que les temples principaux de l'Égypte avaient reçu des présents vraiment énormes par le *Pharaon Ramsès III* pendant les trente-un ans de son règne (cf. H. Brugsch, *Die Ægyptologie*, p. 251 sq.), et j'ai appelé l'attention de la science sur le fait très remarquable qu'il y avait aussi de la *pourpre* parmi ces trésors infinis *provenant dudit Pharaon*, ce que l'on n'avait pas encore reconnu. Les autres Pharaons n'auront pas été moins généreux (*facio ut facias*) vis-à-vis des temples. On peut s'expliquer suffisamment maintenant la multiplicité des décorations pourprées dans les cercueils des hauts fonctionnaires (surtout des prêtres) et aussi des dames les plus distinguées de l'Égypte ancienne. Voilà donc prouvée l'exactitude de la remarque de Tertullien (*de Idolatr.*, c. 18; *Opp.*, p. 96 B. C., éd. Rigalt, Par., 1675) que les *rois de l'Égypte antique* (et de la Babylonie) avaient employé tant de pourpre. L'explication de tous ces faits, surtout la *continuité* desdits récits de l'antiquité joints aux restes les plus éloquents de la pourpre elle-même, est donc bien claire dès à présent.

C'est à la chimie maintenant de nous aider dans nos recherches archéologiques et d'histoire naturelle, deux sœurs jumelles.

Or, la France qui a été jusqu'à ce jour la patrie des recherches relatives aux questions chimiques de la pourpre (on sait ce qu'a fait M. *Augustin Lettelier* dans cette branche de la pourprologie !) rendrait

1. E. A. Wallis Budge, The Mummy (Cambridge, 1893), p. 193 i. f.

un nouveau et grand service à la science, si ses études nous aidaient dans nos efforts empiriques.

Les vérifications à l'aide du spectroscope aideraient peut-être les vrais progrès de nos efforts relatifs à l'histoire de l'art et de l'industrie chez les peuples antiques.

Je termine. Ces quelques remarques n'ont eu d'autre but que de vouloir accentuer le desideratum scientifique de recherches approfondies sur ce qui concerne la reine des couleurs dans l'égyptologie et dans l'assyriologie, sciences qui cachent encore de riches trésors intéressant tous les amis sérieux de la pourpre.

Première note.

La troisième ligne dudit papyrus n° 3933 contient les mots suivants : ... Je traduis cela par : « Deux pièces de belle étoffe pourprée, bien conservée, valeur en argent..., » et je m'en rapporte à Messieurs nos très honorés Confrères pour décider si cela est juste. M. de Bergmann n'a pas même essayé de trouver le sens d'espèce d'étoffe et se borne à citer des passages où le mot en question se trouve, c'est-à-dire : *Papyrus Harris* n° 1 : (63 *b*, 7 ; cf. , Pleyte et Rossi, *Papyrus de Turin*, pl. 72), (14 *a*, 12), (14 *b*, 3), (14 *b*, 13 ; 63 *b*, 17), après qu'il a remarqué que M. Henri Brugsch-Pacha a traduit le mot « t'ai » qui se trouve dans la phrase , avec « large vêtement, manteau » (*Dictionn.*, *Suppl.*, p. 1390). Après que j'eus essayé de trouver le sens des variantes dudit mot, comme , , , , etc., j'ai traduit les trois mots (littéralement) par : « étoffe belle, pourprée. »

Après que j'eus constaté que les momies des Égyptiens furent parfois enveloppées avec des étoffes de pourpre, il est clair que M. le

vicomte Emmanuel de Rougé, grand égyptologue français, a eu raison de traduire le mot (*Rec.*, IV, 16, 94, etc.) par « une partie du vêtement funéraire ».

Deuxième note.

Quant à l'inscription hiéroglyphique de ladite toile, le prêtre auquel ce vêtement appartenait s'appelait « Zaher » ou « Zehir ». C'est le nom grec Τεώς (*Teôs* ou *Tachôs*). Cf. H. Brugsch, *Die Ægyptologie*, p. 488 (*Deḥô*), et *Rec. de Trav.* (Paris), 1889, p. 153.

Le texte vertical peint sur la toile est celui-ci :



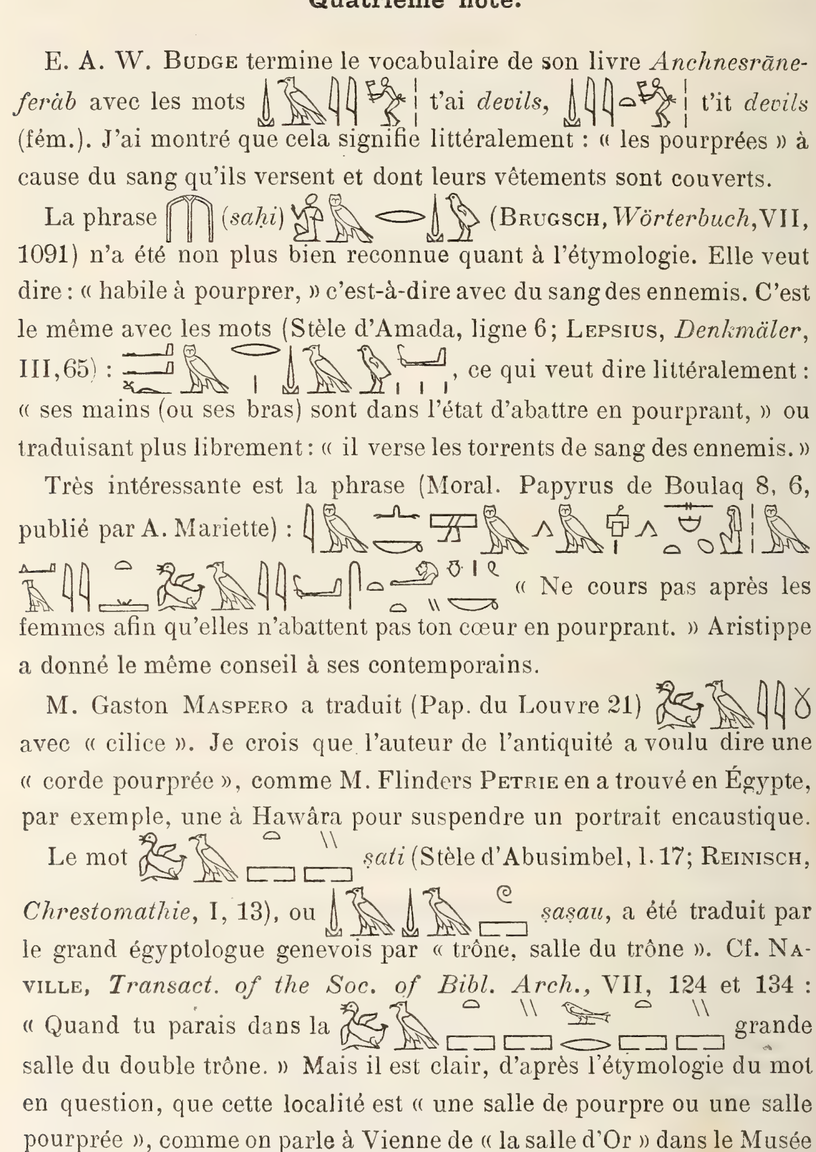
« Paroles du feu prophète d'Amon sur les trônes de Thèbes Zaher (Zehir), fils du prophète d'Amon sur les trônes de Thèbes Nas-Min (ou Nas-Ut'at. — Cf. E. A. Wallis Budge, *The Sarcophagus of Anchnesrāneferàb* (London, 1885), p. 99, note : Mr. Renouf has shown me a papyrus where the proper name = Pa-se-ut'at. Hence my reading), né de la dame de la maison et prêtresse d'Amon-Ra Onck-nes-atefes (sa vie est son père) : Je viens chez toi, Anoup, qui sortit de sa montagne sur laquelle est son domicile. »

Troisième note.

Ayant trouvé que le sens des expressions , , , , *ṣay ḥobes* est « vêtement pourpré », j'ai pu montrer l'étymologie de beaucoup de mots dont on n'avait fait, jusqu'à ce moment-là, qu'en deviner le sens. J'ai montré, par exemple, que les expressions et *ṣau goreḥ*, « crépuscule pourpré », sont un pendant optique de la ῥοδοδάκτυλος ἠώς d'Homère. , traduit dans la *Zeitschrift f. Æg. Sprache* (Berlin, 1882, p. 176) par « in der Fruehe », est précisément

« au moment de l'aurore, à l'aube pourprée du jour, dès le point du jour pourpré (bei Purpur-Tagesanbruch) ».

Quatrième note.



E. A. W. Budge termine le vocabulaire de son livre *Anchnesrāneferàb* avec les mots [hiéroglyphes] t'ai *devils*, [hiéroglyphes] t'it *devils* (fém.). J'ai montré que cela signifie littéralement : « les pourprées » à cause du sang qu'ils versent et dont leurs vêtements sont couverts.

La phrase [hiéroglyphe] (*saḥi*) [hiéroglyphes] (Brugsch, *Wörterbuch*, VII, 1091) n'a été non plus bien reconnue quant à l'étymologie. Elle veut dire : « habile à pourprer, » c'est-à-dire avec du sang des ennemis. C'est le même avec les mots (Stèle d'Amada, ligne 6; Lepsius, *Denkmäler*, III, 65) : [hiéroglyphes], ce qui veut dire littéralement : « ses mains (ou ses bras) sont dans l'état d'abattre en pourprant, » ou traduisant plus librement : « il verse les torrents de sang des ennemis. »

Très intéressante est la phrase (Moral. Papyrus de Boulaq 8, 6, publié par A. Mariette) : [hiéroglyphes] « Ne cours pas après les femmes afin qu'elles n'abattent pas ton cœur en pourprant. » Aristippe a donné le même conseil à ses contemporains.

M. Gaston Maspero a traduit (Pap. du Louvre 21) [hiéroglyphes] avec « cilice ». Je crois que l'auteur de l'antiquité a voulu dire une « corde pourprée », comme M. Flinders Petrie en a trouvé en Égypte, par exemple, une à Hawâra pour suspendre un portrait encaustique.

Le mot [hiéroglyphes] *ṣati* (Stèle d'Abusimbel, l. 17; Reinisch, *Chrestomathie*, I, 13), ou [hiéroglyphes] *ṣaṣau*, a été traduit par le grand égyptologue genevois par « trône, salle du trône ». Cf. Naville, *Transact. of the Soc. of Bibl. Arch.*, VII, 124 et 134 : « Quand tu parais dans la [hiéroglyphes] grande salle du double trône. » Mais il est clair, d'après l'étymologie du mot en question, que cette localité est « une salle de pourpre ou une salle pourprée », comme on parle à Vienne de « la salle d'Or » dans le Musée Impérial historique des arts, ou du « Gruenes Gewœlbe » (voûte

verte) à Dresde, ou de la « salle Blanche » historique à Berlin, etc.

Je crois aussi que le mot « mâle, masculin » rappelle l'étymologie égyptienne de la pourpre rouge brun, ou *vice versa*. Aussi les portraits des hommes égyptiens nous montrent toujours un coloris *rouge brun* de la peau, puisque les femmes et les filles égyptiennes sont presque toujours jaunes. Je me suis entretenu sur cette question il y a quelques années avec le professeur Valdemar Schmidt, de Copenhague, et il me dit qu'il pourrait être bien possible que le nom pour la pourpre en Égypte soit venu à peu près également en vogue dans l'antiquité égyptienne, comme c'était le cas dans nos temps avec le nom du célèbre Sheïkh el-Beled. — Cf. Gaston Maspero, *Guide du Visiteur au Musée de Boulaq* (Boulaq, 1883), p. 76 : « Par un hasard singulier, la statue de ce vieil Égyptien (IVe dynastie) est le portrait exact d'un des *Sheïkh el-Beled* ou maires du village de Saqqarah : nos ouvriers arabes, toujours prompts à saisir les ressemblances, l'ont appelée aussitôt *le Sheïkh el-Beled*, et le nom lui en est resté. »

Quant à l'étymologie de *notre* mot *pourpre* ou du mot grec πορφύρα [Cf. le mot éthiopien ፓፒራ (papîrâ) et le mot copte ⲡⲟⲣⲫⲩⲣⲁ qui se trouve exceptionnellement çà et là, p. e. Evangelium secundum Lucam, 16, 19. — Novum Testamentum copticum ex MSS. Bodlejanis descripsit, etc., *David Wilkins ;* Oxonii, 1716, p. 204], ces mots sont dérivés de la racine indogermanique « bharbhour », ce qui veut dire « irriter, remuer, étinceler ». Cette racine signifie en indien « gigotter, étinceler, *se débattre.* » On dit p. e. d'un poisson après qu'il a été pris : « bharbhour-îti » = il gigotte, il se débat. Cf. F.-C.-August Fick, *Wörterbuch der indogerman. Grundsprache* (Göttingen, 1868), p. 130.

Ce mot indogermanique « bharbhour » a été transporté à la signification de la pourpre et *cette expression cadre parfaitement avec la nature de la pourpre*, parce que la matière fraîche de la pourpre en se changeant très vivement quand les rayons du soleil la frappent (comme M. de Lacaze-Duthiers l'a si bien peint) montre une fluctuation très vive, un changement perpétuel des couleurs, une manière du développement très indécise jusqu'à ce que la couleur soit devenue définitive.

Cf. 1) « Dictionary of Greek and Roman geography » ; edited by

William Smith, vol. II. London, 1857, — deux ans avant le Mémoire sur la pourpre de notre maître, — p. 616, sub voce « Phœnicia » dans le chapitre VIII (Manufactures, Commerce and Navigation): « The fluid is of a yellowish white, or cream colour, and smells like garlic. If applied to linen, cotton, or wool, and exposed to a strong light, it *successively* becomes green, blue, red, and deep purple. »

2) *Benedictus Roswall,* Dissertatio gradualis de purpura; *Lundini, 1750*, p. 12 et 13 : « Imprimis Purpuram Americanam concham accurate describit *Th. Forges* in suo *Catalogue of many Natural raritys*, ubi ita p. 25 commentatur : A true Purple- (p. 13 chez Roswall) : fisch, that sticks to the Rocks... I Walking by the seaside to search after the secrets of nature found one of theme in the *Westindies*, bout woundred at the variety of colours, wherewith it stamed my hand. For first it was green, then blew, afterwards purple, and lastly a beautiful Read, and taking my handkerchief to my hands, id died the same likwise, and the colour remained in the linnen not to be washed out. »

3) *Elias J. Bask*, Dissertatio de purpura (Upsalæ, 1686), § 17, p. 16... miraberis naturæ lusus... etc.

4) La lettre de l'Anglais *Cole*, « Observations on the purple fish », publiée en 1685 dans les Philosophical Transactions, tome XV, p. 1278, et traduite dans le « Journ. des Sçavans », 1686, p. 356.

Cf. aussi les observations de M. *Réaumur* et de M. *Duhamel du Monceau* sur ledit changement des couleurs de la pourpre. — Cf. Dr J.-M. EDER, *Ausfuehrl. Handbuch d. Photographie*. 1 Theil. 1 Hælfte. 2 Auflage. Halle a. S., 1891, p. 6, 7, 14, 15, 18, 165 et 166.

M. le professeur *Frédéric Mueller*, le plus grand linguiste de l'Autriche, auquel je dois la communication très intéressante de la racine *bharbhour* et auquel je suis infiniment obligé pour son amabilité de m'avoir éclairé sur ce point, n'était pas fixé sur cette partie physique de la pourpre ; et après que je lui eus montré la précision de la signification du mot *pourpre* par ladite racine indogermanique « bharbhour » vis-à-vis de la nature optique de la substance primitive de la matière exposée à la lumière, il reconnut que la signification de la pourpre par cette racine-là était fondée réellement sur la *nature* de la matière. Cet

exemple nous montre que les sciences des linguistes et des naturalistes sont quelquefois comme la flûte à la Hamlet. Gueldenstern ne savait pas jouer de la flûte, comme c'est le cas souvent chez nous, quoique la science mît dans nos mains la flûte la mieux construite et en bon état. Cette comparaison n'est qu'un exemple sérieux du fait qu'il nous faut toujours marcher ensemble cordialement et avec courtoisie dans les différentes branches des sciences pour examiner les matières à fond. Un Aristote ou un Bacon de Verulam comme représentants de la totalité des sciences ne vivent pas de nos jours. La maxime de la science ne peut jamais être une autre que : Viribus unitis !

Cinquième note.

M. *Schleiden* (Das Meer, p. 451 sq.) mentionne *six espèces* de mollusques qui ont des organes de pourpre :

1) Purpura hæmastoma Lam.
2) Purpura lapillus Lam.,
3) Purpura patula L.
4) Murex trunculus Linn.
5) Murex erinaceus Linn.
6) Murex brandaris Linn.

Janthina communis Lam. n'a pas d'organes de pourpre, selon M. Schleiden.

Une collection fort intéressante de pourpre se trouve à Vienne dans le *K. k. naturhistor. Hofmuseum*, salle XXIII. Cf. le catalogue de ce Musée, *Allgemeiner Fuehrer durch das K. k. naturh. Hofm.*, Wien, 1889, p. 246 et 247 : « Die Purpurschnecken M. trunculus, 1292, und M. brandaris, 1329, aus dem Mittelmeere, aus denen die alten Rœmer in grossen Fabriken ihre Purpurfarbe erzeugten. »

Cf. « Abbildungen zu *Oken's Naturgeschichte* » (Stuttgart, Hoffmannsche Verlags-Buchhandlung), Tafel X (Loch-Schnecken, Spalt-Schnecken, Rinnen-Schnecken), n° 6 Buccinum, n° 7 Murex, n° 9 Janthina, etc.

Sixième note.

Les *bûchers pourprés* des Romains sont un très intéressant pendant aux *cercueils pourprés* des Égyptiens. Cf. Plinius, XXXV, 7 :

« Ne quis miretur, et *rogos pingi.* » *Statius* appelle un bûcher coloré de cette manière : « tristem rogum *purpureo aggere* » (un triste bûcher amoncelé de pourpre). Quoiqu'il fût défendu par une loi des Douze Tables de raboter les planches des bûchers ou même de dégauchir les morceaux de bois de charpente des bûchers (ROGVM ASCIA NE POLITO, *Cic.*, Legg., II, 24), on le faisait pourtant plus tard. Or, on peignait avec de la pourpre les morceaux de bois, destinés à être brûlés sous le cadavre. Cf. *Alexander Adam,* Handbuch der roemisch. Alterthuemer, IIe édit., trad. et annoté par M. *Johann Leonhardt Meyer,* tome II, 4e édition (Erlangen, 1832), p. 240, note.

J'ai donc donné des exemples prouvant que les Égyptiens et les Romains ont peint avec de la pourpre sur bois. Homère aussi mentionne qu'on décorait quelquefois les planches extérieures des vaisseaux avec de la pourpre, puisqu'il parle de la φοινικοπάρῃος (παρειά) νηῦς (un vaisseau avec des joues pourprées). Cf. les mots d'Homère : μιλτοπάρῃος νηῦς un vaisseau coloré avec du minium, un vaisseau avec des joues rouges, briquetées. Quant à la nuance de φοινικόεις, cf. φοιν. σμώδιγγες.

Voilà donc qu'aussi les Ioniens ont connu la décoration de pourpre sur du bois.

La continuité de l'art de peindre avec de la pourpre sur du bois des temps des Pharaons de la XXIe dynastie jusqu'aux temps des Empereurs romains est ainsi constatée par ces exemples. La première époque de ce luxe introduisait le bois pourpré avec le plus grand soin dans les tombeaux, de sorte que notre époque peut posséder encore de tels restes précieux de pourpre dans les vitrines de nos musées.

La dernière époque de l'art mentionnée brûlait les planches et les tiges pourprées. C'est le vrai paroxisme du luxe déplacé et exagéré. Est-ce que l'histoire du luxe n'est pas en même temps le tribunal où se juge le luxe ?

Septième note.

On voit dans la table montrant les nuances de la pourpre (*Annales des sciences naturelles,* IVe série, Zoologie, tome XII ; Paris, 1859. *H. Lacaze-Duthiers,* Mémoire sur la pourpre, p. 83) aussi la *pourpre noire.* Voilà peut-être une explication du passage dans le *Cantique des Cantiques,* VII, 6 : « Les cheveux de ta tête sont comme

la pourpre du roi. » Le poète a-t-il pensé à la pourpre *noire* ou *noirâtre?* Gesenius le croit. Cf. *W. Gesenius,* Hebraeisches u. aram. Handwoerterbuch, 11e édit., Leipzig, 1890, p. 70, sub voce אַרְגָּמָן. Cf. μέλας οἶνος (du vin noir) chez Homère, et l'expression analogue chez les Italiens de nos jours : *il vino nero* = du vin rouge. — Pourtant je crois que le poète hébreu y parle d'une chevelure rouge brun, comme on voit une telle nuance de la pourpre à peu près dans ladite gamme de notre maître, *sub* nº 2. Peut-être faut-il penser même à une chevelure encore un peu plus rouge que ne nous le montre la nuance du nº 2. La couleur des cheveux dudit passage de la Bible serait alors *rouge brun,* on peut la voir sur beaucoup de statuettes de *Tanagra* et aussi sur la célèbre statuette de l'*Artemis de Larnaka* (dans l'île de Chypre), conservée au Musée Impérial à Vienne. C'est cette nuance de la pourpre qui s'appelait en éthiopien አዝመር፡ azmar (rougeâtre, brun, pourpre).

Cependant cette allusion, peut-être, à la pourpre noire dans le *Cantique des Cantiques* concordait parfaitement avec l'expression d'Aristote quant aux pourpres noires. Le grand Stagirite parle tout exprès d'une foule de limaçons avec du suc de pourpre d'une couleur noire. Il les oppose à ceux qui donnent de la pourpre rouge. Le terme hébreu אַרְגָּמָן « argaman » signifie ces deux espèces de couleur. La pourpre violette (purpura Hyacinthina) est appelée en hébreu תְּכֵלֶת « thekéleth ». (Cf. Dr *W. Adolph Schmidt,* Die griech. Papyrusurkunden der kgl. Bibliothek zu Berlin, 1842, p. 134. — Dr *Oskar Seyffert*, Lexicon der Klassischen Alterthumskunde; Leipzig, 1882, p. 563, sub voce « Purpur ». — *Franz Hoffmann's* Neuer Deutscher Jugendfreund, 45 Bd. Stuttgart, p. 431, le très instructif mémoire : « Die Purpurschnecke u. ihr Product. » — Bergel (*Studien ueber die naturwiss. Kenntnisse der Talmudisten,* 1880, p. 49-51) se trompe quant à la nuance du thekéleth, et il méconnaît complètement la justesse des récits extrêmement intéressants des talmudistes quant à la couleur du « thekéleth ». — Sur l'industrie de la pourpre chez les Étrusces, cf. *Die Etrusker. Vier Buecher*, von Karl Otfried Müller; *Neu bearbeitet*, von Wilhelm Deecke Dr, I Bd. (Stuttgart, 1877), p. 246.

Est-ce que les nuances de la pourpre argaman et de la couleur

שָׁנִי (Gen., 38 : 28, 30; Jér., 4 : 30; Ex., 25 : 4; Lév., 14 : 4; plur. שָׁנִים, Jes., 1 : 18; Prov., 31 : 21) sont identiques?

Voici un passage tiré d'une lettre d'une amie, M[lle] *E. V.*, de Clarens, au bord du lac Léman. Elle m'écrivit le 3 mars 1896 : « Sans chercher bien loin, il me vient à l'esprit une citation biblique dans Esaïe, I, 18, 2[e] ligne : « Si vos péchés sont *rouges* comme la *pourpre*, ils deviendront comme la laine. » C'est ainsi qu'a traduit dans la nouvelle version M. *Segond* un des meilleurs professeurs d'hébreu de Genève. »

Elias J. Bask (Dissertatio philosophica de purpura; Upsalae, 1686, p. 41) a cité ce passage d'Esaïe au point de vue de la qualité de ce qui est ineffaçable. Voilà ces mots : « ... hujus coloris notas probitatis Barthius animadvertit; scilicet si perennaret et nequaquam elueretur, quorsum et Esaias collineat, dum id impossibile quasi substituit cap. I, 18, καὶ ἐὰν ὦσιν αἱ ἁμαρτίαι ὑμῶν ὡς φοινικοῦν, ὡς χίονα λευκανῶ : aliam Nierembergius prodit nempe si affusum oleum maculam non relinqueret. » — Le texte *hébreu* contient deux contrastes : d'abord de שָׁנִים (d'écarlate ou plutôt du beau *cramoisi* tiré des œufs du *kermès*, COCCUS ILICIS) avec la neige, et puis de תולע (du *vers*, COCCUS ILICIS, produisant le cramoisi, en anglais : crimson) avec la laine. La traduction du passage par D[r] LÉANDER VAN ESS (« Scharlach..... Karmesin ») est donc, en général, tout aussi juste comme ladite nouvelle traduction de M. Segond.

Quant à l'expression élastique du mot hébreu « argaman » qui peut signifier aussi bien la pourpre *rouge* que la pourpre *noire*, M. le professeur *Frédéric Mueller* à Vienne, le plus célèbre linguiste de nos contemporains, me dit ces jours qu'on trouvait souvent de telles expressions parfaitement indéterminées *au sujet des couleurs* chez les Orientaux. Les *Maoris* par exemple (habitants de New-Seeland) employaient un seul mot pour *bleu* et *noir*, et c'était le même cas chez les Indiens qui avaient des expressions qui signifient en même temps le jaunâtre et le verdâtre. Mais est-ce que nous ne faisons pas de même en certaine manière en employant le mot « pourpre » tant en face du *violet clair*, du rougeâtre, du violet foncé, que du *noir* dans la table de notre maître (Mémoire sur la pourpre)? On voit donc une *certaine ressemblance* entre quelques expressions optiques des Maoris et de

nous autres Européens. Quant à de telles expressions élastiques au sujet des couleurs dans les langues des pays aryens, de la Malaisie et de la Polynésie, M. le professeur Frédéric Müller a eu la grande amabilité de m'en trouver les exemples suivants :

La langue de *Samoa* emploie l'expression « uli » pour « noir » et « bleu foncé » (la couleur de la mer);

La langue de *Hawâi* a le mot « uli » pour marquer les idées « noir », « bleu » et « vert foncé »;

Les *Maoris* usent du mot « uri-uri » pour exprimer par cela les couleurs « noir » et « bleu foncé » (la couleur de la mer);

En *sanskrit*, les mots « hari, harit, haritá » désignent le « jaunâtre » et le « verdâtre ».

C'est le même avec les mots *grecs* « χλωρός, χλοερός »; cf. χλόη.

Quant aux expressions pour les couleurs « jaune » et « vert » dans les langues des *Slaves*, il y a là de l'affinité entre ces mots au point de la racine.

En *sanskrit*, le mot « nîla » signifie le « bleu foncé » qui approche du « noir (kṛṣṇa) ».

Comme je l'ai dit, M. le professeur Frédéric Müller me parla aussi des mots « hari, harit et haritá » employés par les Indiens pour désigner le *jaunâtre* et le *verdâtre*. Lesdites expressions en sanskrit embrassent en même temps l'idée du jaune et l'idée du vert, de sorte qu'il fallait demander involontairement : Est-ce que ces gens n'ont pas la capacité optique pour distinguer les couleurs physiques si diverses ainsi que les couleurs bleu et noir, jaune et vert? Cela n'est pas du tout le cas, puisque le même savant a vu tisser directement des Indiens avec à peu près 70 couleurs dont les nuances étaient si légèrement différentes que, seuls, les marchands les plus experts sur la distinction des nuances auraient pu les reconnaître. Nous tous qui ne nous occupions pas exclusivement de telles distinctions de couleurs sommes fort au-dessous des Indiens; nous, Européens, en particulier ne les égalons point. Et pourtant leurs expressions pour toutes ces variétés de couleurs sont extrêmement vagues.

Cette petite digression sera permise parce que je voulais montrer en mettant en parallèle mon raisonnement avec les aperçus très heureux de M. le professeur Frédéric Mueller de Vienne que l'idée du mot

« argaman » et la foule des autres expressions antiques pour désigner les diverses nuances de la pourpre sont beaucoup plus étendues qu'on ne l'avait pensé jusqu'à nos jours, soit en latin soit en éthiopien ሜላት፡ mêlât (vêtement précieux, pourpre), ከበድ፡ kabed (foie, couleur de foie, couleur de la pourpre), አዝመር፡ azmar (rougeâtre, brun, pourpre) ያክንት፡ yâkĕnt (ὑάκινθος, purpura cærulea), ደረክኖ፡ darakanô (purpura cærulea), ፐፒራ፡ papîrâ (pourpre).

Je dois cette énumération à l'amabilité de M. le professeur *David Heinrich Mueller* de Vienne, grand connaisseur des langues sémitiques, qui a eu la bonté d'extraire pour moi ces mots du Dictionnaire éthiopien de M. le professeur feu August *Dillmann.*

L'échelle ou la gamme des nuances de la pourpre antique est immense. Essayer la reconstruire dans sa totalité serait de même que de vouloir recueillir vers le midi sur les prés la rosée du matin. Or, — ultra vires nemo tenetur. — Cf. le rapprochement ingénieux des couleurs de la pourpre chez M. Adolphe *Schmidt*, loc. cit., II. « Les diversités des couleurs de la pourpre, » surtout § 12 où il groupe les 13 catégories des nuances sur la table page 106. — M. le professeur Dr *Wilhelm Neumann*, à Vienne, m'a raconté qu'il a vu en 1869 au couvent des Franciscains (Franciscaner) à *Saïda* (Sidon d'autrefois) une collection de diverses nuances de pourpre faite par un moine de ce couvent. Cela avait été une échelle de couleurs magnifiques. — Cf. W. Adolphe Schmidt, *loco cito*, p. 150 (§ 44) : « Des variétés de couleurs de la pourpre, etc. ; » Heeren, *loco cito*, p. 599, note 5.

Cf. H. *Brugsch*, Dictionnaire hiérogl.-démotique, V, p. 363 et 364 : « *uter* « le sang »... Dérivé de ce mot est le mot suivant : *uturu*, *uter* la couleur *rouge foncée ou rouge comme le sang* que l'on employait pour *peindre et écrire* ; par exemple : tu-n-tu uteru n ha-f « il a été donné de la couleur rouge foncée à son corps » (stèle de Kouban, l. 3). — Ce corps est celui de Ramsès II. — Cf. la statuette d'un homme (peut-être du dieu Baal), no 79, et la statuette de la déesse Astarte (Istar en assyrien), no 81 de la salle XI du Musée Impérial. Ces deux statuettes ont été trouvées dans l'île de Chypre et elles sont décorées avec oxyblatta ou argaman (avec de la pourpre rouge). De

même, le chiton et quelques parties de l'himation de la statuette de la déesse Artemis (n° 152), trouvée à Larnaka dans l'île de Chypre, sont peints avec de la pourpre *hyacinthe*. Les autres parties de l'himation montrent un vert foncé; mais seulement les vêtements de cette statuette magnifique montrent de la pourpre, non les parties nues, tandis que les vêtements et aussi les lèvres des deux autres statuettes mentionnées (n°s 79 et 81) et les souliers d'Ištar sont peintes avec « argaman ». J'ai montré ces statuettes et aussi quelques statuettes de *Tanagra* décorées avec de la pourpre il y a déjà longtemps à M. Ernest Berger, célèbre connaisseur des couleurs antiques, et il m'a donné parfaitement raison sur mon opinion que c'était de la pourpre. Quant au *vert foncé*, au *vert noir* de ladite statue n° 152, cf. Ad. Schmidt, *loc. cit.*, p. 121, 127, 138, 150; Mémoire de M. Sacc, *Bulletin de la Société industr. de Mulhouse*, n° 130, 1854, p. 306 : « Il est positif qu'à Tyr on préparait la laine en l'imprégnant d'abord du suc *verdâtre* d'un coquillage. — Cf. H. Lacaze-Duthiers, *loc. cit.*, p. 6 et 63; Plinius, *l. c.*, IX, 38, 62 : « Immatura viridique cortina; » IX, 36, 60 : « Color austerus in glauco » (d'un vert attristant).

M. le professeur *Dr Robert de Schneider*, mon cher collègue, a écrit dans le Catalogue dudit musée en mentionnant la statuette d'Artemis (n° 152) : « On voit encore clairement les traces des couleurs avec lesquelles les cheveux et les vêtements furent peints. » — Je crois qu'il aurait pu ajouter aussi, s'il l'avait su, que c'est de la *purpura hyacinthina* ou *thekeletk*, comme on dit en sémitique, que l'on voit dans ces traces violettes des vêtements. Les cheveux *rouges* de la déesse (comme aussi la chevelure rouge brun, chez beaucoup de statuettes de *Tanagra*) sont un pendant, une illustration du passage dans le *Cantique des Cantiques*, VII, 6 : « Les cheveux de ta tête sont comme la pourpre du roi. » Il me semble que mon savant collègue, M. de Schneider, se trompe, puisqu'il dit dans sa monographie (« Statuette der Artemis », p. 10) que ce rouge brun des cheveux nous montre les traces du FOND d'autrefois, sur lequel « les cheveux brillaient *sans doute* d'une splendeur d'or ». Selon mon opinion, les cheveux de cette statuette ne furent jamais dorés. Ils étaient *pourprés* et nous montrent encore dans ce moment une nuance de la pourpre que l'on appelait *argaman* en

hébreu. Quant à l'*argaman* des deux statuettes sémitiques, mon savant collègue ne le mentionne pas non plus.

Voilà donc des parallèles pratiques de l'exemple hiéroglyphique mentionné par Brugsch! Cependant je crois que les mots « uturu » ou « uter » sont identiques avec « teruu », et cette expression signifie ποικίλον (cf. F. Chabas, *Mél. égypt.*, 3e série, t. II, p. 189; A. Dedekind, *Ueber einen Passus*, etc.; *Wiener Zeitschrift f. d. Kunde des Morgenlandes*, X, 83), de sorte que les mots « uteru » ou « uter » ne marquent pas précisément ni l'idée πορφύρα ni l'idée βλάττιον, mais en général ποικίλον ou « de plusieurs couleurs », — toute autre couleur que le noir, le gris et le blanc. — Quant aux statuettes du ressort de mon savant confrère, elles nous montrent incontestablement de la pourpre antique. L'ἱμάτιον (manteau) de l'Artemis de Larnaka est coloré divisément VIOLET et VERT FONCÉ. C'est une représentation drastique du *changeant* de la pourpre antique, dont A.-H.-L. Heeren parle (*loc. cit.*, p. 603) : « Au surplus, les anciens savaient aussi l'art de donner aux vêtements pourprés une certaine splendeur qui les faisait *briller de différentes couleurs* (changeant). » M. Robert de Schneider, mon savant confrère, semble avoir méconnu les couleurs changeantes dudit himation de la déesse, puisqu'il suppose que les parties vertes marquent la *doublure du manteau*. Cf. *Jahrbuch der kunsthistor. Sammlungen des Allerhœchsten Kaiserhauser*, V Bd., Wien, 1887 : *Statuette der Artemis*, von Dr Robert Ritter von Schneider, p. 10.

Huitième note.

J'ai cité, p. 497, note 2, le passage de la Bible : « Ezekiel, 27, 7. » — Révérend William H. Hechler, Chaplain to Her Britannic Majesty's Embassy in Vienna, a eu la grande amabilité de me procurer des données très intéressantes qui se réfèrent à ce passage « isles de Elishah », que j'ai cité par moi ci-dessus. Le très savant théologue m'a écrit à ce propos la lettre suivante :

Vienna, Feb. 16. 1894.

My dear Doctor Dedekind,

You are writing about purple; have you perhaps noticed that Ezekiel

(27 : 7) mentions the isles of *Elishah* as those whence the Tyrians obtained their purple and scarlet? The same isles are also referred to in Genesis, 10 : 4, 5.

Some of the Targums identify Javan, the father of Elishah (G. 10 : 4) with Hellas, in which they are followed by Michælis, Rosenmüller and others. Josephus (ant. 1 : 6) identifies them with the Æolians, which is the view adopted by Knobel. Bochart preferred the Peloponnessus, which was also said to be famous fors its *purple* dye, and of which the most important district was called *Elis*.

The isles of the Gentiles (G. 10 : 5) probably means those countries of Europe and Asia Minor to which the inhabitants of Egypt and Palestine had access only by sea, hence these places were called « isles » although parts of the European Continent etc. of course including some of those islands.

Whichever view be adopted, there is little doubt that the descendants of Elishah in the time of the prophet Ezekiel were a maritime people of the Grecian stock. Purple is mentioned in the Bible in the following passages :

Exod., 25 : 4; 26 : 1, 31; 35 : 6, 23, 25, 35; 36 : 8, 35, 37; 39 : 1-3; Numb., 4 : 13; Judges, 8 : 26; 2 Chr., 2 : 7, 14; 3 : 14; Esther, 1 : 6; 8 : 15; Prov., 31 : 22; Song of Sol., 3 : 10; 7 : 6; Jerem., 10 : 9; Ezek., 27 : 7, 16; St. Mark, 15 : 17, 20; St. Luke, 16 : 19; St. John, 19 : 2, 5; Acts, 16 : 14; Heb., 9 : 19 margin ; Rev., 17 : 4; 18 : 12, 16.

Wishing you every success in your researches
Yours very faithfully

William H. Hechler,
Chaplain to H. B. M's Embassy in Vienna.

Neuvième note.

M. le professeur Dr Adolphe Wahrmund, directeur de l'*École spéciale des langues orientales vivantes* à Vienne, a eu la grande amabilité de m'informer à fond quant au parallèle du mot égyptien (démon) avec le mot persan خونكار (dominus vitæ et necis). Voyez p. 490, note 1. — M. le professeur Wahrmund a eu la bonté de m'écrire ci-dessous : « Si vous voulez maintenir le parallèle, il faut dire à peu près de la manière suivante : ..... analogue avec la forme persane خونكار *chun* = *kâr* qui est correctement l'abréviation de خداوندكار *chudāwĕnd* = *kâr* (maître, dominus) et que l'on emploie en turc pour « souverain ». Mais ledit mot est ex-

pliqué par la vue moderne par : « qui fait du sang (خون *chûn*, du « sang » et كار *kâr*, de كردن *kerden*, « faire »), dominus vitæ et necis ». En effet, l'expression خون كردن *chùn kerden* est employée dans le sens « faire un meurtre, massacrer » (Vullers, *Lex. pers. lat.*, *sub voce* خون : *occidere*); pourtant l'avis de M. Mininski : « *occisor* = خونكار », est à rebuter. »

RECHERCHES
ZOOLOGIQUES, CYTOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

SUR LES

COCCIDIES

PAR

ALPHONSE LABBÉ

Docteur ès sciences, conservateur des collections zoologiques,
Préparateur adjoint de zoologie à la Sorbonne.

INTRODUCTION.

Nos recherches sur les parasites endoglobulaires du sang (**94**) nous ont amené à entreprendre la revision systématique des Coccidies, parasites intracellulaires qui ont avec les Hémosporidies et les Gymnosporidies des rapports très étroits.

Découverts par Vogel vers 1845; considérés tout d'abord par Hake (**39**), par Nasse (**43**), comme des globules de pus; dénommés *corps oviformes* par Vulpian; déterminés par Rayer (**46**), Dujardin (**46**), Brown-Séquard, comme des œufs de Distomes; par Küchenmeister (**52**), par Davaine (**60**), par Gübler (**62**), comme des œufs de Nématodes, ces Sporozoaires ont été l'objet des interprétations les plus bizarres. Remak (**45**), Kauffmann (**47**), Lieberkühn (**54**), montrèrent leur véritable nature en les rapprochant des « Pseudonavicelles », des Grégarines et des « Psorospermies » que J. Müller venait de découvrir chez les Poissons.

La belle monographie de Kloss (**55**) sur les Coccidies du rein de *Helix* fixa, d'une façon beaucoup plus nette que beaucoup de travaux ultérieurs, l'évolution et les caractères de ces organismes.

Les observations de Eimer (**70**) n'avancèrent guère la question, mais montrèrent un cas de Coccidie monogénique. Puis R. Leuckart (**79**), poussant plus loin les recherches faites jusque-là sur les Coccidies du Lapin, expliqua le cycle évolutif, montra le stade intracellulaire, l'encapsulation, la formation des spores, celle des sporozoïtes dans les spores, et consacra le nom de *Psorospermies oviformes* ou de *Coccidies*.

Enfin, les remarquables travaux de A. Schneider, les recherches de Rivolta, Bütschli, Balbiani, R. Pfeiffer et L. Pfeiffer, Thélohan, Labbé, Schuberg, Mingazzini, ont fait connaître la structure, l'évolution et de nombreuses espèces de ces parasites.

Les études, dans ces dernières années, ont été surtout nombreuses, grâce à l'impulsion que Metschnikoff, Borrel, Malassez, Korotneff, Sawtchenko, Foa, Fabre-Domergue, Ruffer et Plimmer, Soudakewitch, etc., ont donnée à l'étude des maladies cancéreuses. Malheureusement, les travaux dans cet ordre d'idées contiennent beaucoup d'interprétations erronées et de théories peu soutenables, fondées sur des faits mal observés. Les Sporozoaires, en effet, sont des êtres beaucoup plus élevés en organisation que les Bactéries. Une Coccidie a une structure, une évolution, qui lui sont propres et qui permettent de la déterminer spécifiquement. Les auteurs qui, en vue d'élucider la question du cancer, veulent étudier les Coccidies ou, plutôt, le *Coccidium oviforme* du Lapin, le seul qu'ils paraissent connaître, ne semblent pas se douter des caractères fixes, de l'évolution invariable d'une Coccidie. Trouvent-ils, dans une cellule, un corps étranger se colorant d'une façon spéciale vis-à-vis des couleurs d'aniline et qui n'est pas le noyau de la cellule, ils s'empressent de le dénommer *Coccidie*. Bien heureux quand l'auteur ne prend pas, pour le noyau de la cellule, ce qui est le parasite, ou réciproquement. Quant aux Coccidies karyophages, leur nombre

paraît illimité, et la moindre karyolyse, la moindre dégénérescence nucléaire, devient une formation parasitaire.

Si les pathologistes ou les bactériologistes connaissaient mieux les Coccidies, peut-être seraient-ils moins affirmatifs sur l'origine parasitaire de ces formations pathologiques.

L'étendue de l'index bibliographique annexé à ce mémoire semble indiquer que de nombreuses recherches ont été faites sur le groupe qui nous occupe ; mais les travaux d'ensemble manquent. D'ailleurs, ce ne sont pas seulement les étrangers à la zoologie qui, faute de connaissances bibliographiques suffisantes, commettent et répètent des erreurs de fait rectifiées depuis trente ans.

Nous trouvons, en effet, dans les traités de zoologie les plus récents, les données les plus fausses sur l'évolution ou la structure des Coccidies et, en général, des Sporozoaires. Il est un malheureux genre, *Orthospora*, qui n'existe pas et qu'on retrouve invariablement, dans tous les manuels, à côté des genres *Coccidium* et *Eimeria*, ses inséparables. M. A. Schneider, qui créa ce genre, l'a détruit peu de temps après, et personne ne se soucie de cette rectification du savant professeur de Poitiers.

Il en est de même des Pseudofilaires de Van Beneden pour les Grégarines.

Dans un traité très récent, le genre *Coccidium* nous est donné comme n'ayant jamais qu'*un seul* corpuscule dans chaque spore, alors que Balbiani, dans ses leçons classiques datant de 1883, montra, en relevant l'erreur de Leuckart, qu'il y en a constamment *deux*.

Dans un autre traité également très récent, les Coccidies sont définies : « parasites monocellulaires à corps non divisé en plusieurs segments, s'enkystant dans les éléments anatomiques de leur hôte et tombant alors dans les cavités ouvertes », définition qui exclut des Coccidies toutes les espèces endogènes, pourtant nombreuses.

Ces quelques exemples, que nous pourrions facilement multiplier, nous permettent de croire qu'une revision systématique des Cocci-

dies ne serait pas inutile. Cette revision fait l'objet de la première partie de ce mémoire.

Mais les recherches sur les Coccidies présentent un autre intérêt, si l'on se place à un point de vue plus général. Si l'on considère que les Coccidies nous offrent des cellules dépassant souvent 1 millimètre de diamètre, on concevra que l'étude de la structure cytoplasmique et du noyau peut offrir un certain intérêt ; de même l'étude de la division mitotique, que nous avons pu observer partout, alors que, sauf quelques observations isolées de Thélohan, on croyait que le noyau des Coccidies se divisait d'une façon amitotique.

Nous avons consacré une troisième partie à l'étude de la physiologie et de la biologie de ces êtres, considérés en eux-mêmes et considérés au point de vue parasitaire. Les phénomènes de reproduction, la nutrition, les rapports physiologiques entre l'hôte et le parasite, puis la biologie elle-même, l'infection et l'auto-infection, l'étude, en un mot, du parasitisme intracellulaire ou, plus exactement, de la *cytosymbiose*, nous ont permis de noter quelques faits intéressants, malheureusement incomplets.

Nous n'avons pas la prétention d'apporter ici un mémoire complet sur ce groupe si intéressant des Coccidies. Nous avons seulement réuni quelques faits et quelques observations qui pourront servir, en quelque sorte, d'introduction à des travaux ultérieurs. Rapprochées de nos études antérieures sur les Hémosporidies et les Gymnosporidies, ces études pourront s'intituler : *Introduction à l'étude du parasitisme intracellulaire.*

Je prie mon cher maître M. de Lacaze-Duthiers, l'éminent directeur des laboratoires de Roscoff et de la Sorbonne, où nous avons fait ces recherches, de vouloir bien agréer l'expression de ma profonde gratitude pour la bienveillance avec laquelle il a mis à ma disposition les ressources de ses laboratoires.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1839.

HAKE, *A treatise on varicose capillaries, as constitut. of carcin. of the hepatic ducts, with an account of a new form of the pus globule*, London.

1842.

MULLER et RETZIUS (A.), *Uber parasitische Bildungen* (*Arch. f. Anat. u. Phys.*, p. 193, pl. VIII-IX).

1843.

NASSE (H.), *Uber die ei formigen Zellen der tuberkelahnlichen Ablagerungen in den gallengängen der Kaninchen* (*Arch. f. Anat. u. Phys.*, p. 209).

1845.

VOGEL, *Œsterlein's Jahr. für prakt. Heilkunde*, I.

REMAK (R.), *Diagnostische und pathogenetische Untersuchungen*, Berlin.

1846.

HANDFIELD (J.), *Examen microscopique d'un foie de Lapin altéré* (*Archives d'anatomie et de physiologie*, p. 18).

RAYER, *Œufs de Distomes en quantité innombrable dans les voies biliaires du Lapin domestique, sans Distomes dans les mêmes parties* (*Archives d'anatomie et de physiologie*, p. 20).

DUJARDIN, *Histoire naturelle des Helminthes*, Paris.

1847.

KAUFFMANN, *Analecta ad tuberculorum et entozoorum cognitionem*. Diss. inaug., Berlin.

1852.

KUCHENMEISTER, *Beiträge zur Helminthologie*, etc. (*Arch. f. Path. Anat.* IV, p. 83).

KÖLLIKER, *Mikroskopische Anatomie*, Leipzig, p. 173.

1853.

ROBIN (Ch.), *Histoire naturelle des végétaux parasites*, Paris.

1854.

FINCK (H.), *Sur la physiologie de l'épithélium intestinal*. Thèse de Strasbourg.

LIEBERKUHN (N.), *Uber die Psorospermien* (*Arch. f. Anat. u. Phys.*, I-II, p. 1-24).

1855.

KLOSS (H.), *Uber Parasiten in der Niere von Helix* (*Abhandl. der Senckenberg. naturf. Gesellsch.*, I, p. 189-213, pl. XV-XVI).

1858.

GUBLER, *Tumeur du foie déterminée par des œufs d'Helminthes, observée chez l'homme* (*Gazette médicale*, Paris, 1858, p. 657-661).

1859.

KLEBS (E.), *Psorospermien im Innern von thierischen Zellen* (*Virchow's Archiv f. pathol. Anat*, XVI, p. 188-192).

1860.

VIRCHOW (R.), *HelminthologischeNotizen* (*Arch. f. pathol. Anat.*, XVIII, p. 342 et p. 527).

WALDENBURG (L.), *De structura et origine Cystidum verminosarum*. Diss. inaug., Berlin (*Arch. f. pathol. Anat.*, XXIV, p. 149-165).

1861.

NEUMANN (E.), *Kleinere Mittheilungen. III. — Psorospermien im Darmepithel.* (*Arch. f. Mikr. Anat.*, II, p. 512-514).

DAVAINE (C.), *Traité des Entozoaires*, Paris (2e édit., Paris, 1877).

1862.

EBERTH, *Uber die Psorospermienschläuche der Cephalopoden* (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, XI, p. 397-401, pl. XXXIV).

WALDENBURG, *Uber Structur und Ursprung der wurmhaltigen Cysten.* (*Arch. f. pathol. Anat.*, vol. XXIV, p. 149-165).

1865.

STIEDA (L.), *Uber die Psorospermien in der Kaninchenleber und ihre Entwicklung* (*Arch. f. pathol. Anat.*, vol. XXXII, p. 132-139, pl. III).

1866.

REINCKE, *Nonnulla quædam de Psorospermiis Cuniculi*. Diss. inaug., Kiel.

1867.

WALDENBURG, *Zur Entwiklungsgeschichte der Psorospermien* (*Arch. f. pathol. Anat.*, vol. XL, p. 435-454).

1868.

LANG (G.), *Ueber die Entstehungsweise der sogenannten Wurmknoten in der Leber* (*Arch. f. pathol. Anat.*, vol. XLIV, p. 202-215, pl. VI-VII).

ROLOFF (F.), *Ueber die sogenannten Psorospermienknoten in der Leber des Kaninchens* (*Arch. f. pathol. Anat.*, vol. XLIII, p. 512-523, pl. XV).

1869.

RIVOLTA (S.), *Psorospermi e Psorospermosi negli animali domestici* (*Il medic. veterinar. giorn. theoretic. della R. Sc. d. medic. veterin. di Torino*, ser. 3, vol. IV).

RIVOLTA (S.), *Infusorii cigliati, primo stadio di sviluppo dei Psorospermi nel fegato de coniglio* (même recueil).

1870.

EIMER (Th.), *Uber die Ei- und Kugelförmigen Psorospermien der Wirbelthiere*, Würzburg.

1872.

ZURN (F.-A.), *Die Schmarotzer auf und in dem Körper unserer Hausäugethiere*, Weimar.

1873.

ARLOING et TRIPIER, *Lésions organiques de nature parasitaire chez le Poulet* (*Association française pour l'avancement des sciences*, p. 810).

RIVOLTA (S.), *Dei parassiti vegetali*, p. 381, Pisa.

— *Sopre alcune specie di Tenie delle pecore e sopre speciali cellule oviforme dei villi del cane e del gatto*, Pisa.

SILVESTRINI (A.) E RIVOLTA (S.), *Psorospermosi epizootia nei gallinacei* (*Giorn. di anat., fisiol. e patol. degli animali*, Pisa).

1874.

ZÜRN (F.-A.), *Die durch Parasiten bed. Krankheiten der Kaninchen* (*Blätter für Kaninchenzucht*, n° 9).

— *Die Ohrkrankheiten der Kaninchen* (*Deutsche Zeitschr. f. Thier medicin. zu vergl. Pathologic*, I, p. 281).

1875.

SCHNEIDER (Aimé), *Note sur la psorospermie oviforme du Poulpe* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, IV, p. XL-XLV).

— *Note sur les rapports des psorospermies oviformes aux véritables Grégarines* (Même recueil, IV, p. XLV-XLVIII).

1876.

PERRONCITO (E.), *Nuovo caso di psorospermosi intestinale in una Gallina* (*Annali della R. Accad. di Agricolt. di Torino*, XIX).

PIANA (G.), *Ricerche sopra una epizootia dei Gallinacei nella provincia di Bologna* (*Gazetta med. veter.*, n°s 3-4).

SOLGER et GABRIEL, *Berichte der schles. ges. f. Vaterländ Cultür*, 1876.

1877.

RIVOLTA (S.), *Sopra il vajuolo dei colombi e dei Polli* (*Stud. fatt. n. gabin di anat. path. di Pisa*, p. 29-41).

— *Delle cellule oviformi dei villi del Cane* (Même recueil, p. 42-46).

Rivolta (S.), *Ancora delle cellule oviformi e specialmente di quelle con nucleo in segment. dei villi del Cane* (Même recueil, p. 85-88).

— *Psorospermosi enterica e corpuscoli cellulari nel fegato di piccoli uccelli* (*Giorn. di Anat., fisiola e patol. degli animali*).

— *Delle Gregarinosi dei Polli*, etc. (Même recueil).

1878.

Zürn, *Die kugel und eiförmigen Psorospermien als Ursache von Krankheiten bei Hausthieren*, Leipzig.

1879.

Leuckart (R.), *Die menschlichen Parasiten*, 2e édit., 1er vol., 1879.

1880.

Johne, *Sächs. veterinärbericht*, p. 39.

Heller (A), *Die Schmarotzer*, Münich, p. 161.

1881.

Butschli (O.), *Zur Kenntniss der Fischpsorospermien* (Appendice : *Eimeria Schneideri*) [*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXV, p. 629-651, pl. 31].

Schneider (Aimé), *Sur les psorospermies oviformes des Coccidies* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, IX, p. 387-404, pl. XXVI).

1882.

Grassi, *Protistes endoparasites appartenant aux classes des* Flagellata, Lobosa, Sporozoa *et* Ciliata (*Archives italiennes de biologie*, p. 402-444).

Butschli, *Protozoa in Bronn's Klassen und Ordnungen der Thierreichs*.

Zürn, *Krankheiten der Hausgeflügels*, p. 138.

1883.

Schneider (Aimé), *Nouvelles Observations sur la sporulation de* Klossia octopiana (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 2e sér., I, p. 78-104, pl. VIII-IX).

1884.

Balbiani, *Leçons sur les Sporozoaires*, publiées par Pelletan (*Journal de micrographie*).

Flesch (Max), *Sur un parasite de la paroi intestinale du Cheval* (*Berner Mittheilungen* et *Recueil zoologique suisse*, I).

Kunstler (J.) et Pitres, *Sur une psorospermie trouvée dans une tumeur pleurétique* (*Journal de micrographie* et *Comptes rendus de la Société de biologie*, p. 523).

1885.

Ray Lankester, *Encyclop. britann.*, 9e édit. (art. *Sporozoa*).

1886.

KUNSTLER, *Diplocystis Schneideri* (*Tablettes zoologiques*, I, p. 26-66, pl. I).

HARZ, *Koch's Encyklopädie.*

MONIEZ (R.), *Note sur le genre* Gymnospora, *type nouveau de Sporozoaire* (*Bulletin de la Société zoologique de France*, XI, p. 587-594, 10 figures).

PACHINGER, *Nehany adat a sporozoak termeszétrajzàhoz-Kolozsvartt*, 18 p., 2 planches).

SCHNEIDER (Aimé), *Coccidies nouvelles ou peu connues* (*Tablettes zoologiques*, I).

1887.

PACHINGER, *Mittheilung über Sporozoen* (*Zool. Anzeig.*, IX, p. 471).

PFEIFFER (L.), *Beitrag zur Kenntniss der pathogenen Gregarinen* (*Zeitschr. f. Hygiene*, III, p. 469-486).

1888.

BEDDART (Fr.-S.), *Remarks upon a species of Coccidium infesting Perichæta* (*Annals and Magaz. of nat. Hist.*, II, p. 433-439, pl. XV).

RIEK, *Sporozoen als Krankheitserreger bei Hausthieren* (*Deutsche Zeitschr. f. Thiermed*, XIV, p. 57) [Analysé dans *Jahresbericht über die Leist. auf dem geb. der veterinär Medicin*, p. 89].

RIVOLTA (S.) E DELPRATO (P.), *L'Ornitojatria*, p. 85.

1889.

BARROIS (Th.). *La psorospermose coccidienne hépatique du Lapin dans les garennes du Pas-de-Calais en* 1889. (*Revue biologique du Nord*, II, p. 166-168).

SMITH (Th.), *Some observations on* Coccidia *in the renal epithelium of the mouse* (*Journ. of Comp. med. and Surgery*, juillet).

WIERZEJSKY, *Kleiner Beitrag zur Kenntniss der* Psorospermium Hæckelii (*Zool. Anz.*, XI, n° 278, p. 230).

ZACHARIAS (O.), *Uber* Psorospermium Hæckelii (*Zool. Anzeig.*, XI, n° 270, p. 449).

1890.

BALBIANI, *Sur trois Entophytes nouveaux du tube digestif des Myriapodes* (*Journal de l'anatomie et de la physiologie*, p. 41).

MINGAZZINI (P.), *La parentela dei Coccidi colle Gregarine* (*Bollett. soc. nat. Napoli*, p. 151-159).

— *Classificazione dei Coccidi e delle Gregarine* (*Atti. R. Accad. Lincei*, sér. V, vol. I, p. 68-75).

MANGAZZINI, *Contributivo alla conoscenza dei Coccidi* (Même recueil, p. 175-181).

— *Ciclo evoluto del la* Benedenia octopiana (Même recueil, p. 218-222).

Raillet et Lucet, *Une nouvelle maladie parasitaire de l'Oie domestique causée par les Coccidies* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, 24 mai).
— *Observations sur quelques Coccidies intestinales* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, 29 novembre).
Podwissozky, *Centralb. f. Allgem. Pathol.*, I, n° 5.
Thélohan, *Sur deux Coccidies nouvelles parasites de l'Epinoche et de la Sardine* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, 7 juin, et *Annales de micrographie de Miquel*).

1891.

Liénaux, *Coccidies des poumons du Chien* (*Annales de médecine vétérinaire*, Bruxelles, p. 16).
Malassez, *La psorospermose du Lapin* (*Archives de médecine expérimentale*, III).
Pfeiffer (L.), *Protozoen als Krankheitserreger*, 2e édit. (1re édit. 1890).
Raillet et Lucet, *Développement expérimental des Coccidies de l'épithélium intestinal du Lapin et de la Poule* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, 12 décembre).
— *Sur quelques Coccidies nouvelles ou peu connues* (*Bulletin de la Société zoologique de France*, p. 250).
Shattock et Ballance, *Negative resultats of psorospermial inoculation in animals* (*Brit. med. Journ.*, 23 mai).
Shéridan Delépine, *Cultivation of psorospermiæ* (*Brit. med. Journ.*, 23 mai).
Stiles, *Note préliminaire sur quelques parasites* (*Bulletin de la Société zoologique de France*, 9 juin, p. 163).
Wolters (Max), *Die conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen* (*Arch. f. Mikr. Anat.*, p. 99-139, pl. V-VIII).

1892.

Condorelli e Fiore, *Un caso di psorospermosi in* Coccothraustes vulgaris (*Bull. soc. Rom. Stud. Zool.*, I, p. 68-74).
Curtice, *Journ. C. R. A. veter. Arch.*, avril.
Hess, *Schweizer Archiv. für Thierheilk.*, 34.
Mégnin (P.), *Epizootie grave de gastro-entérite coccidienne sur des Lièvres* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, IV, p. 892-894).
Mingazzini, *Nuove specie di Sporozoi* (*Att. d. R. Accad. Lincei*, I, fasc. 11, p. 376-462).
Pfeiffer (R.), *Beiträge zur Protozoen forschung. 1. — Die Coccidienkrankheit der Kaninchen, mit* 12 *microphot.*, Berlin, 1892).
Podwissozky, *Studien über Coccidien. II. — Erster Befund von Schmarotzen den Sporozoen im Graaf'schen Follikel im thierischen Ei (bei Kaninchen)* [*Centr. f. Allgem. Path. u. Path. Anat.*, p. 537-580, pl. IV].

SEVERI, *Gregarinosi polmonale in infante natomorto*, Genova (*Extr. in Boll. R. Accad. med. Genova*, II).

SCHNEIDER (Aimé), *Tablettes zoologiques*, t. II (*le Cycle évolutif des Coccidies et M. le docteur Pfeiffer; Coccidies nouvelles ou peu connues; Parenté des Coccidies et des Grégarines*).

SCHUBERG, *Uber Coccidien der Mäuse darmes* (*Sitzber. d. Würzburg*, 18 mars.

SCHOKKE, *Schweizer Archiv. für Thierheilkunde*, vol. 34.

STILES, *Notes on parasites* (*Journ. of Comp. med. and veter. Archiv.*, vol. XIII, p. 517-526 et p. 319-325).

THÉLOHAN, *Sur quelques Coccidies nouvelles parasites des Poissons* (*Comptes rendus de la Société de biologie*, 9 janvier, et *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XXVIII, p. 152-171, pl. XII).

WILLACH, *Uber die Natur der Coccidien* (*Arch. f. wiss. u. Prakt. Thierheilkunde*, XVIII, p. 242-262).

1893.

BAGINSKY, *Uber die Coccidienkrankheit der Kaninchen* (*Arch. Anat. Phys.* [*Phys. Abtheil.*], p. 192-193).

CHEWIAKOF (W.), *Uber einige Ekto und Endoparasitische Protozoen der Cyclopiden* (*Bulletin de la Société impériale des naturalistes*, Moscou, n° 1, p. 1-29, pl. I).

GUILLEBEAU (A.), *Uber das Vorkommen von* Coccidium oviforme *bei der rothen Ruhr des Rindes* (*M. T. Ges. Bern.*, p. 8-14) [*Extr. in Centralb. f. Bakt. u. Paras.*, XIV, p. 467-468].

FELSENTHAL et STAMM, *Die Veränderungen in Leber And Darm bei der Coccidienkrankheit der Kaninchen* (*Arch. Path. Anat.*, 132, p. 36-49, pl. II).

LABBÉ (A.), *Sur les Coccidies des Oiseaux* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, 5 juin).

— *Sur les Coccidies des Oiseaux*, deuxième note (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, 18 septembre).

— Coccidium Delagii, *Coccidie nouvelle parasite des Tortues d'eau douce* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, p. 267-286, pl. XVII).

— *Sur deux Coccidies nouvelles parasites des Poissons* (*Bulletin de la Société zoologique de France*, p. 202-205).

LUPKE, Coccidium oviforme *als Krankheitsursache* (*Berlin. Thierärtz tl. Wochenschr.*, p. 502-503).

PFEIFFER (L.), *Untersuchungen über den Krebs* (*Die Zellerkrankungen durch Sporozoen*, Iéna, *mit Atlas von* 80 *mikrophotogr.*)

— *Der Parasitismus der Epithelialcarcinoms, sowie der Sarko-Micro und Myxosporidien im Muskelgewebe* (*Centr. f. Bakt. u. Parasit*, XIV, n° 41).

POLLARD, *New Sporozoon in* Amphioxus (*Quart. Journ. micr. sc.*, 34, p. 311-316, pl. XXIX).

Smith (Th.), *Preliminary notes on a Sporozoon in the intestinal vills of Cattle* (*Bull. dep. of Agricult.*, Washington, p. 73-78).

Thélohan, *Nouvelles Recherches sur les Coccidies* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, t. 117, p. 247-249).

1894.

Labbé (A.), *Recherches zoologiques et biologiques sur les parasites endoglobulaires du sang des Vertébrés* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, p. 155-258, pl. I-X).

— *Sur la coexistence chez le même hôte d'une Coccidie monosporée et d'une Coccidie polysporée* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, 24 septembre).

— *Sur la morphologie et la classification des Coccidies* (Même recueil, décembre).

Mingazzini (P.), *Contributo alla conoscenza degli Sporozoi* (*Mem. Lab. Anat. norm.*, Roma, 3, p. 31-85, pl. I-III).

Thélohan, *Nouvelles Recherches sur les Coccidies* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, p. 541-573, pl. XXII).

1895.

Jackson Clarke (J.), *A Study of Coccidia mit with in mice* (*Quart. Journ. of micr. sc.*, 37, p. 277-287, pl. XXX).

— *Observations on various Sporozoa* (Même recueil, p. 287-303, pl. XXX-XXXIII).

Eisen, *Spermatobium* (*Proceed. Californ. Accad. sc.*, vol. V, may).

Labbé (A.), *Sur le noyau et la division nucléaire chez les* Benedenia (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, février).

— Bananella Lacazei, *genre nouveau de Coccidie oligosporée* (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, notes et revue, p. XV).

Pfeiffer (L.), *Über Blutparasiten, Serumsporidien bei Blutkörperchen freien niederen Thieren* (*Corresp. Blätt. der Allgem. ärtz. ver. v. Thüringen*).

Podwissozky (W.), *Zur Entwikelungsgeschichte des* Coccidium oviforme *als Zellschmarotzers* (*Bibl. Med. Kassel. Abth. D. 11*, 12 p., fig. 4, Tafel.).

PREMIÈRE PARTIE.

REVISION SYSTÉMATIQUE DES COCCIDIES.

La seule classification jusqu'ici connue des Coccidies est celle, déjà ancienne, d'*Aimé Schneider* **(86)**, à qui nous devons les meilleurs travaux sur ces organismes.

Il divisait les Coccidies en trois tribus :

1° Les *Monosporées*, caractérisées par une spore unique, la Coccidie entière formant une spore. Type : *Eimeria.*

2° Les *Oligosporées*, caractérisées par un nombre limité et défini de spores ; elle se divisent en deux sections :

Les *Disporées* ; type : *Cyclospora.*

Les *Tétrasporées* ; type *Coccidium.*

3° Les *Polysporées*, chez lesquelles les spores sont en nombre illimité et indéfini. Type : *Klossia.*

Cette classification est excellente comme groupement d'espèces, mais ne répond pas entièrement à l'évolution morphologique des formes.

Il me paraît tout d'abord indispensable de donner un *schéma* de l'évolution d'une Coccidie, tant pour servir de plan à la première partie de ce travail que pour définir les termes que nous emploierons.

Le stade initial, l'élément reproducteur de toute Coccidie, est un petit organisme, très mobile, allongé, pourvu d'un noyau, que les anciens auteurs, à cause de sa forme dans quelques espèces, dénommèrent *corpuscule falciforme*, et que, dans tous les cas, nous appellerons le *sporozoïte.* Le sporozoïte pénètre dans une cellule, se place entre le noyau et le plateau épithélial, s'arrondit, grandit, en se chargeant de granules d'assimilation, devient une Coccidie ; lorsque la Coccidie a atteint une certaine taille, elle s'enkyste, en s'entourant d'une *capsule* plus ou moins épaisse. Dans un *kyste* de Coccidie, il faut distinguer *la capsule* et le *plasma.*

Il existe deux modes de reproduction :

L'un se produit surtout dans des cas d'*infection aiguë.* C'est la division, pure et simple, des stades intracellulaires, avant la formation de la capsule ;

L'autre est le mode normal : c'est la *sporulation.*

Le noyau de la Coccidie se divise, donne un grand nombre de noyaux qui se portent à la périphérie. Chaque noyau s'entoure d'une

petite quantité de plasma, et constitue ce que j'ai appelé l'*archéspore* [1].

L'archéspore peut être définie : une petite masse du plasma de la Coccidie, renfermant un noyau dérivé par mitose du noyau de la Coccidie.

L'*archéspore,* dans des espèces à développement simplifié, peut se transformer directement en *sporozoïte.* Il peut y avoir des *macrosporozoïtes* et des *microsporozoïtes* dans une même espèce.

Dans le cas normal, l'*archéspore* se transforme en *spore*, par la sécrétion de deux membranes protectrices : l'*épispore* (externe), l'*endospore* (interne). Après la formation des spores, il y a souvent un reste de plasma non employé ; nous l'appellerons le *reliquat cystal* (Theilungskörper, Cystenrest, reliquat de segmentation).

Dans la spore, le noyau se divise à son tour, et peut donner 1, 2, 4, ...*n sporozoïtes* : la spore est dite alors *monozoïque, dizoïque, tétrazoïque* ou *polyzoïque ;* lorsqu'il y a dans la spore un reste de plasma non employé à la formation des sporozoïtes, nous le nommerons *reliquat sporal* (Sporenrest, reliquat de différenciation, Restkörperchen).

Les sporozoïtes mis en liberté par la rupture des enveloppes kystiques ou sporales, pénètrent dans une nouvelle cellule ; et le cycle se trouve ainsi fermé.

Lorsque la formation des spores se fait en dehors de l'hôte, on dit que la sporulation est *exogène* ; si la formation des spores se fait dans le corps de l'hôte, la sporulation est *endogène;* dans ce cas, la sporulation peut être intra ou extra-cellulaire.

[1] Il ne faut pas confondre l'*archéspore* avec le *sporoblaste.* Ce dernier terme, très employé, devra être réservé pour les Myxosporidies et les Sarcosporidies. L'archéspore ne donne jamais qu'*une* spore ou qu'*un* sporozoïte ; le sporoblaste peut donner plusieurs spores. Chez les Myxosporidies normales, si on conserve le nom d'*archéspore,* on devra désigner sous le nom de *sporoblastes* les produits de la division de l'archéspore. Lorsqu'un des noyaux de l'endoplasme s'isole, il forme une archéspore ; puis ce noyau se divise, et devient le ou les noyaux des deux sporoblastes, qui, à leur tour, s'organisent en spores : archéspore et sporoblaste ne sont donc pas synonymes.

Ces préliminaires montrent un certain nombre de faits qui seront exposés plus en détails dans les autres parties de ce mémoire.

Nous pouvons voir tout de suite que l'élément qui ne varie pas chez les Coccidies, c'est l'*archéspore*. Celle-ci se retrouve au même titre dans tous les groupes. Mais la différenciation se produit à partir de ce stade initial : ou bien il se forme un nombre illimité d'archéspores, ou bien le nombre des archéspores est défini dans une même espèce. Ce seul fait nous donne une division toute naturelle des Coccidies en *Polyplastidées* et *Oligoplastidées*.

Le deuxième de ces groupes répond aux *Oligosporées* de Schneider.

Le premier comprend à la fois les *Polysporées* et les *Oligosporées*.

Dans les Polysporées de Schneider, l'archéspore donne directement la spore, puis dans la spore se forment les sporozoïtes; nous pouvons donc, en raison de ce développement à deux degrés, les dénommer *Polyplastidées digéniques*.

Dans les Monosporées de Schneider, l'archéspore se transforme directement en sporozoïte. Ce sont donc des *Polyplastidées monogéniques*. Chez celles-ci *il n'y a donc pas de spore*, et le terme *Monosporée* doit disparaître.

Schneider comparait « le kyste primitif des *Eimeria* à une spore énorme ». Chez les *Eimeria*, en effet, le kyste possède deux enveloppes, mais ces deux enveloppes n'ont qu'une importance secondaire ; elles existent chez *E. falciformis* et *E. Schneideri*, et non chez les autres, non plus que chez les *Pfeifferia*. Cette double enveloppe kystique apparaît également chez plusieurs *Klossia* ; le fait n'a donc pas d'importance morphologique. Du reste, Schneider semble ne pas pousser très loin l'assimilation du kyste des *Eimeria* à une spore unique, car dans son mémoire sur la parenté des Coccidies et des Grégarines il écrit ceci : « Il est clair que chacune de ces spores (*Eimeria*) équivaut à un corpuscule falciforme (**92**, p. 111). » Puis, quelques lignes plus bas, il trouve que le mot *sporozoaire* (Leuckart) « est mauvais parce que *Eimeria*, à proprement parler,

n'a pas la spore (p. 112) ». La contradiction est suffisante pour légitimer la disparition du terme *monosporée*. Bütschli (**82**) adopte la classification de Schneider.

Nous pouvons diviser les Coccidies de la façon suivante :

Polyplastidées	Digéniques.
	Monogéniques.
Oligoplastidées.	Tétrasporées.
	Trisporées.
	Disporées.

PREMIER SOUS-ORDRE.

POLYPLASTIDÉES.

J'ai désigné sous le nom de *Polyplastidées* les Coccidies qui ont un *nombre illimité d'archéspores* (**94**, *c*).

Les Polyplastidées sont généralement de grande taille ; certaines dépassent 1 millimètre ou 1 millimètre et demi. Leurs grandes dimensions les obligent souvent à pénétrer dans le tissu conjonctif sous-muqueux. Les dimensions varient extrêmement. Les sporulations sont tardives ou précoces. Il y a généralement peu d'intervalle entre le plasma et la capsule. Le reliquat cystal est presque toujours abondant et de forme irrégulière ; mais sa présence n'est nullement constante, pas plus que ses dimensions, dans une même espèce.

PREMIÈRE TRIBU.

POLYPLASTIDÉES DIGÉNIQUES.

Les Polyplastidées digéniques, toujours de grande taille, habitent surtout l'intestin, le foie, le rein des Invertébrés. Une seule, *Hyaloklossia Lieberkühni*, habite le rein de la Grenouille.

Elles sont caractérisées par le stade à deux degrés normal des Coccidies.

Elles renferment les genres : *Minchinia* Labbé, *Klossia* Schneider, *Hyaloklossia* Labbé, *Adelea* Schneider, *Barroussia* Schneider.

GENRE *MINCHINIA*, NOV. GEN.

Ce genre ne renferme qu'une seule espèce :

Minchinia Chitonis, n. sp.

Syn. *Klossia chitonis* Lankester.

Ray Lankester (**85**).

Cette espèce est signalée par Lankester, qui se borne à donner une figure de la spore. L'auteur montre cette spore pourvue de deux prolongements terminaux et d'une sorte de clapet ou de micropyle supérieur.

J'ai pu retrouver de jeunes stades, à Roscoff, chez des Chitons, dont cette Coccidie habite le foie. Grâce à l'obligeance de mon ami le docteur Minchin, d'Oxford, qui m'a aimablement procuré quelques échantillons de foies de Chitons, j'ai pu étudier ce parasite, dont j'ai figuré, pl. XVII, fig. 3, un kyste en voie de segmentation.

Les kystes se rencontrent dans le tissu conjonctif et les jeunes stades dans l'épithélium du foie du Chiton.

La spore est absolument caractéristique.

Elle est ovoïde, très transparente et présente, à chacune de ses extrémités, deux longs filaments dépendant de l'épispore. Au-dessous du filament supérieur se trouve une sorte de clapet. A l'intérieur se trouvent deux sporozoïtes, dont la coloration du noyau est fort difficile. Lankester n'avait pas figuré de sporozoïtes dans la figure qu'il donne de la spore.

La présence de ces filaments, absolument anormale chez une Coccidie, est, au contraire, assez fréquente chez les Grégarines. Elle nous autorise à créer, pour ces Coccidies du Chiton, un genre spécial que nous dédions à M. le docteur Minchin.

Nous avons trouvé des Coccidies voisines dans des Patelles (*Patella vulgata*) et des Trochus. Ces Coccidies habitent le foie de même que celles du Chiton.

GENRE *KLOSSIA* SCHNEIDER.

Schneider (**75**).

Spores rondes, renfermant 3-10 ou un nombre variable de sporozoïtes.

Les kystes sont toujours de très grande taille.

Klossia helicina Schneider.

Kloss (**55**), Schneider (**75**), Bütschli (**82**), Balbiani (**83**), L. Pfeiffer (**90**), Wolters (**91**), Clarke (**95**, *b*).

La spore, ronde, renferme 5-6 sporozoïtes.

Cette espèce, très anciennement connue, a été très bien étudiée par Kloss, dont la monographie est classique.

Elle habite le rein d'*Helix hortensis*.

Des variétés peu différentes ont été rencontrées chez les Mollusques suivants :

Helix hispida, *Succinea Pfeifferi*, *S. putris*, *S. gigantea*.

Commune chez ces Mollusques, cette Coccidie est plutôt rare, du moins en Allemagne, chez *Helix nemoralis*, *H. arbustorum*, *H. fruticum*, *H. ambrosa*.

Klossia soror Schneider.

Schneider (**79**), Bütschli (**82**), L. Pfeiffer (**91**).

Cette Coccidie habite le rein de *Neretina fluviatilis*.

Elle ne diffère guère de la précédente, à laquelle il conviendrait peut-être de la rattacher.

Sphérique ou ovalaire, le kyste, qui a 40 à 60 μ, possède deux enveloppes kystiques et de nombreuses spores sphériques renfermant d'ordinaire 4 sporozoïtes.

Klossia Eberthi Labbé.

Syn. *Benedenia* (Schneider).
Klossia octopiana (Schneider).
Benedenia octopiana (Mingazzini).
Benedenia Eberthi (Labbé).

Eberth (**62**), Van Beneden (**67**), Schneider (**75, 81**), Mingazzini (**94**), Labbé (**95**).

Cette *Klossia* est caractérisée par ses kystes de très grandes dimensions, dépassant souvent 1 millimètre et demi; les kystes se rencontrent dans le tissu conjonctif sous-muqueux de l'intestin de *Sepia officinalis*, surtout dans l'estomac.

Les jeunes stades se rencontrent dans les cellules épithéliales.

La spore renferme 3-4 sporozoïtes, plus souvent 3. Il y a des macrospores et des microspores.

L'ancien genre *Benedenia* de Schneider ne peut persister. Il existe déjà un *Benedenia* parmi les Ciliés. D'autre part, on ne peut faire un genre de cette Coccidie, qui ne diffère pas très sensiblement des *Klossia* que nous avons déjà décrites.

Klossia octopiana Schneider.

Schneider (**75**).

Cette espèce, qui habite l'intestin de l'*Octopus vulgaris*, ne diffère guère de la *Klossia sepiana* que par le très grand nombre de sporozoïtes (10 à 12).

La spore est figurée par Schneider (**75**).

GENRE *HYALOKLOSSIA*, NOV. GEN.

Lieberkühn (**54**), Solger (cité par Bütschli, **82**), Labbé (**94**, *a*).

Spores ovalaires, renfermant 2-4 sporozoïtes.

Une seule espèce connue actuellement.

Hyaloklossia Lieberkühni, n. sp.

Syn. *Klossia Lieberkühni*, Labbé.

Cette espèce a été décrite par Lieberkühn, qui l'a trouvée quatre

fois sur cent dans les reins de *Rana esculenta.* Je l'ai rencontrée une seule fois.

Les kystes, très grands, pouvant atteindre jusqu'à 200 ou 300 μ, sont localisés dans le tissu conjonctif de l'enveloppe des reins de la Grenouille, à côté des capsules surrénales.

Les spores ont le caractère du genre. Très réfringentes, de forme ovalaire, elles renferment tantôt 2, tantôt 4 sporozoïtes (et non 3-5, comme le décrit Lieberkühn). Il y a toujours un reliquat sporal. Les sporozoïtes ont de 15 à 20 μ et sont disposés tête-bêche, comme dans les spores des *Coccidium.*

GENRE *ADELEA* SCHNEIDER.

Schneider (**79**, **86**), Gabriel (**81**), Pfeiffer (**91**).

Spores rondes dizoïques. Spores peu nombreuses (8-16).

Adelea ovata Schneider.

Cette espèce habite l'intestin de *Lithobius forcipatus.*

Le kyste, sphérique ou ovalaire, irrégulier souvent, peut atteindre 70 μ sur 37 μ.

Les spores rondes renferment 2 sporozoïtes et un reliquat sporal.

(Cette espèce avait été décrite par Schneider, dans sa thèse, comme une Grégarine.)

Adelea dimidiata, sp.

SYN. *Klossia dimidiata* (Schneider, **86**).

Schneider (**86**), Balbiani (**90**).

Cette *Adelea* habite la *Scolopendra morsitans* (Banyuls). Elle a été décrite par Schneider.

La présence de 2 sporozoïtes doit rapporter au genre *Adelea* cette espèce que Schneider a dénommée *Klossia.*

C'est une Coccidie géminée. Le « petit corps ovalaire, réfringent, placé sous le tégument superficiel et que Schneider pensait être le noyau de la cellule-hôte, n'est certainement que la deuxième Coccidie atrophiée » (Balbiani).

Une espèce voisine est signalée par Schneider dans le corps graisseux des Akis.

Adelea simplex, sp.

Syn. *Klossia simplex* Schneider.

Schneider (**86**, **92**).

Habitat : les larves des Gyrins.

La capsule, ronde, a de 25 μ à 40 μ. Les spores sont peu nombreuses. Elles sont rondes, ont 13 μ, renferment *deux* sporozoïtes (et non un seul, comme croyait Schneider) avec un reliquat sporal abondant.

GENRE *BARROUSSIA* SCHNEIDER.

Schneider (**86**).

Spores ellipsoïdales, monozoïques, bivalves.

Une seule espèce connue :

Barroussia ornata Schneider.

Découverte par Schneider dans la *Nepa cinerea* ; se trouve à l'état de kystes dans les fèces.

Le kyste rond, ayant 34 à 37 μ, a double enveloppe, dont l'externe résistante et épaisse.

Les spores ont le caractère du genre et ont 17 à 20 μ sur 7 à 10 μ.

Un seul sporozoïte ayant environ 20 μ.

Un reliquat sporal.

DEUXIÈME TRIBU.

POLYPLASTIDÉES MONOGÉNIQUES.

Les Polyplastidées monogéniques, souvent de grande taille, se rencontrent aussi bien chez les Vertébrés que chez les Invertébrés.

Elles sont caractérisées essentiellement par la suppression du stade spore ; les archéspores se transforment directement en sporozoïtes.

Ce groupe renferme les genres : *Pfeifferia* Labbé ; *Eimeria* Schneider ; *Gonobia* Mingazzini ; *Rhabdospora* Henneguy.

GENRE *EIMERIA* SCHNEIDER.

Schneider (**75**).

Les kystes, ordinairement mais pas toujours résistants, ont souvent une double enveloppe. Ils sont de petite taille, ne dépassant guère 50 μ. La sporulation se fait autour d'un seul centre de formation.

Il n'y a pas de dimorphisme entre les sporozoïtes, qui sont peu nombreux. Ces caractères ne permettent pas toujours de distinguer les *Eimeria* des *Pfeifferia*.

Les espèces sont nombreuses et peu différenciées. Il y aurait lieu de les reviser.

Eimeria falciformis Schneider.

Eimer (**70**), Schneider (**75**), Schuberg (**92**).

Cette espèce, la plus anciennement connue, habite l'intestin des Souris.

Le kyste, ordinairement arrondi, rarement ovalaire, varie entre 18 et 26 μ. Il y a deux enveloppes kystiques emboîtées ; les sporozoïtes ne dépassent guère une douzaine, ayant environ 9 à 10 μ. Il y a un reliquat cystal globuleux, autour duquel les sporozoïtes sont rangés comme les méridiens d'une sphère.

Eimeria hirsuta Schneider.

Schneider (**92**).

Cette espèce habite les larves des Gyrinides.

Kystes ronds ou ovalaires. Grand reliquat cystal (23 μ).

Eimeria nova Schneider.

Schneider (**86**).

Schneider l'a décrite dans les vaisseaux de Malpighi des *Glomeris*.

Double membrane au kyste, qui a 32-37 μ.

Eimeria nepæ Schneider.

Schneider (**92**).

La capsule est mince ; le kyste a 33 μ sur 24 μ.

Il y a, dans le plasma, de nombreux granules carminophiles.

Les sporozoïtes sont groupés en méridiens autour d'un reliquat cystal. Ils ont environ 50 à 55 μ et présentent, à un des pôles, une sorte de « cicatrice curviligne » (Schneider).

Eimeria Schneideri Bütschli.

Bütschli (**82**), Schneider (**92**).

Cette *Eimeria* habite l'intestin de *Lithobius forcipatus.* Il y a une double enveloppe kystique ; les sporozoïtes sont groupés en méridiens. Il n'y a pas de reliquat cystal.

Eimeria Pfeifferi, nov. sp.

Pfeiffer (**91**).

Nous avons trouvé cette Coccidie, déjà décrite par Pfeiffer, dans l'intestin de *Geophilus ferruginosus.*

Eimeria bigemina, nov. sp.

Balbiani (**90**).

La description faite par Balbiani et les dessins qui l'accompagnent nous semblent bien montrer que cette Coccidie, qui habite l'intestin moyen de *Cryptops punctatus*, est une *Eimeria.*

C'est une Coccidie géminée.

Eimeria (?)

Pachinger (**87**), chez le Cheval et la Grenouille, Smith (**89**), chez la Souris (canalicules rénaux), ont décrit des Coccidies qu'on peut attribuer à des Eimeria. Pachinger a donné à l'Eimeria de la grenouille le nom de *Molybdis Entzïi* et l'identifie avec les *Drepanidium* du sang.

Celle de Smith doit peut-être être rattachée aux *Pfeifferia* de Schuberg. Cependant, pour ses faibles dimensions (13μ,5 à 16μ,5) et le petit nombre des sporozoïtes (15 à 20, longs de 7 μ) rangés en méridiens, ce serait plutôt une *Eimeria.*

GENRE *PFEIFFERIA* LABBÉ.

Labbé (**94**, *b*).

Il n'y a qu'une seule enveloppe kystique, enveloppe très mince. Les kystes sont toujours de grande taille. Les sporozoïtes, extrêmement nombreux, ne sont pas rangés parallèlement en méridiens, mais sont groupés généralement autour de plusieurs centres de formation.

Il y a le plus souvent, probablement même toujours, des kystes à *macrosporozoïtes* et des kystes à *microsporozoïtes*.

Pfeifferia tritonis Labbé.

Labbé (**94**).

Nous avons décrit cette *Pfeifferia* dans l'intestin de jeunes *Triton cristatus*. Elle diffère des *Acystis parasitica* (*Karyophagus* et *Cytophagus* Steinhaus) par la présence d'une capsule bien nette et une taille considérable. Elle mesure jusqu'à 60 à 70 μ et même plus. Il y a des kystes à macrosporozoïtes et à microsporozoïtes.

Pfeifferia gigantea Labbé.

Labbé (**94**).

Cette espèce habite l'intestin spiral d'un Sélacien, *Lamna cornubica*, où elle se trouve surtout dans le tissu conjonctif sous-muqueux.

Elle dépasse souvent 1 millimètre de diamètre.

Pfeifferia princeps Labbé.

L. Pfeiffer (**90**), R. Pfeiffer (**92**), Labbé (**94**).

Syn. *Coccidium perforans*, pr. part., Pfeiffer.

Nous avons créé cette espèce pour la Coccidie découverte par R. Pfeiffer et ensuite par L. Pfeiffer dans de jeunes Lapins, à côté de *Coccidium perforans*, Coccidie dont ces auteurs faisaient un des stades de *Coccidium perforans* (*Schwärmersporencysten*).

Pfeifferia avium Labbé.

Labbé (**94**).

Syn. *Cytospermium* (?) Rivolta.

Nous avons trouvé cette espèce chez les Oiseaux, en particulier chez le Poulet, le Chardonneret, le Pinson. Il y a des kystes à macrosporozoïtes et à microsporozoïtes.

Les kystes ne dépassent guère 30 μ.

Pfeifferia Schubergi, nov. sp.

Schuberg (**92**).

Cette espèce a été trouvée par Schuberg dans l'intestin de la Souris. Elle paraît différer de l'*Eimeria falciformis* (?) Il y a des kystes à macrosporozoïtes et à microsporozoïtes.

Pfeifferia, sp.

Plusieurs *Pfeifferia* ont été encore trouvées :

1° Chez les bestiaux, Smith (**94**) a décrit, dans la muqueuse de l'intestin et du cæcum, une Coccidie qui paraît se rapporter aux *Pfeifferia*. Les kystes ont de 300 à 400 μ. Ils sont bourrés de sporozoïtes longs de 10 à 12 μ, qui sont en forme d'U (?) ;

2° Clarke a décrit (**95**), chez *Helix hortensis*, une *Pfeifferia* qu'il donne, à l'exemple de L. Pfeiffer, comme un stade de développement de *Klossia helicina*.

GENRE *GONOBIA* MINGAZZINI.

Mingazzini (**94**).

Ce genre, créé par Mingazzini, ne se distingue pas beaucoup des *Eimeria*. Les sporozoïtes sont peu nombreux, groupés suivant les méridiens d'une sphère. Il y a un reliquat cystal. La capsule kystique est mince et le développement intracellulaire.

Gonobia colubri Mingaz.

L'auteur a trouvé cette Coccidie, au printemps, dans les conduits

déférents de *Zamenis viridiflavus*. Elle paraît être commune, ayant été rencontrée dans les deux tiers des animaux examinés.

La phase de prolifération correspond à la période d'activité maxima du testicule. Les premières phases du développement se font dans les spermatoblastes. Il y a 20 à 30 sporozoïtes.

Gonobia lacertæ Mingaz.

Cette Coccidie se rencontre dans l'ovaire de *Lacerta muralis*. Elle ne diffère de la précédente que par ses sporozoïtes plus petits et plus nombreux.

GENRE *RHABDOSPORA* HENNEGUY.

Thélohan (**92**).

Très petits kystes, à enveloppe épaisse, qu'on trouve dans les tissus épithéliaux de nombreux Poissons, accidentellement dans le tissu conjonctif. Les kystes renferment un gros corps colorable (reliquat ?) et de nombreux sporozoïtes en forme d'épingles, qui sont groupés en bouquets. La tête de l'épingle représenterait le noyau, qui se colore fortement par les réactifs.

Signalés par Laguesse dans le foie et la rate des Crénilabres, ils ont été étudiés par Thélohan.

Dans les tubes urinifères du rein de l'Épinochette, ils ont de 10 à 12 μ sur 5 à 8 μ ; dans l'intestin de la Perche, 6 à 9 μ sur 4 à 6 μ ; dans l'intestin de la Carpe, 12 à 15 μ sur 10 à 12 μ ; dans l'épithélium des branchies de la Tanche, 15 μ sur 6 à 9 μ ; l'Ablette et le Vairon (tissu conjonctif de l'ovaire), 15 μ sur 12 μ.

Je les ai moi-même souvent trouvés dans les cas précités et d'autres; dans l'intestin de l'Ammodytes, ils ont 16 à 18 μ sur 8 à 10 μ.

Laguesse les décrit de nouveau chez le Crénilabre, dans les canaux cholédoques et hépatiques, le tissu pancréatique et l'épithélium intestinal. Henneguy a proposé le nom de *Rhabdospora*[1] que nous acceptons volontiers.

[1] LAGUESSE, *Sur le pancréas des Crénilabres* (*Revue biologique du Nord*, 1895, n° 9, p. 360).

DEUXIÈME SOUS-ORDRE.

OLIGOPLASTIDÉES.

Les Oligoplastidées, au contraire des précédentes, sont toujours de petite taille, et cette taille est tout à fait limitée et ne varie guère qu'entre quelques μ. La taille maximum ne dépasse guère 40 à 50 μ. La sporulation ayant lieu à une date invariable, les kystes sporifères sont tous sensiblement de même taille chez une même espèce, et il n'y a point de sporulations tardives ou précoces. De plus, le plasma est, d'ordinaire, très condensé à l'intérieur de la capsule ; il y a un liquide intercalaire.

Le caractère important des Oligoplastidées est d'avoir un nombre *limité* d'archéspores. Il y a 2, 3 ou 4 archéspores, d'où des Disporées, Trisporées, Tétrasporées ; le nombre des sporozoïtes est, d'ordinaire, 2 ou un multiple de 2. Il y a des espèces endogènes et exogènes ; mais la spécialisation de l'habitat intracellulaire se fait beaucoup plus chez les Oligoplastidées que chez les Polyplastidées, et presque toutes sont exclusivement intracellulaires.

Le reliquat cystal est presque toujours de forme bien définie, peu abondant et manque souvent.

Nous les divisons en trois tribus :

I. Tétrasporées, Schn., comprenant les genres	*Coccidium*, Leuckart. *Goussia*, Labbé. *Crystallospora*, Labbé.
II. Trisporées, Labbé..........................	*Bananella*, Labbé.
III. Disporées, Schn..........................	*Diplospora*, Labbé. *Isospora*, Schneider. *Cyclospora*, Schneider.

PREMIÈRE TRIBU.

TÉTRASPORÉES.

Les Tétrasporées ont toujours 4 spores et 2 sporozoïtes dans chaque spore. Elles sont répandues exclusivement chez les Vertébrés, où elles répondent à des types bien tranchés dans chaque genre.

Nous avons subdivisé l'ancien genre *Coccidium* en trois sous-genres : le genre *Coccidium* avec ses anciens caractères ; le genre *Goussia*, caractérisé par des spores bivalves ; le genre *Crystallospora*, caractérisé par des spores à forme cristalloïde.

GENRE *COCCIDIUM* LEUCKART.

Ce genre, le plus anciennement connu, est caractérisé par les spores dizoïques renfermées dans une spore ronde, ovalaire ou pyriforme. Le développement est ordinairement exogène.

Coccidium perforans Leuckart.

Nous n'insisterons pas sur cette Coccidie, parasite de l'intestin du Lapin, qui a été étudié par presque tous les auteurs. Il n'y a pas de reliquat cystal. Quant aux dimensions, elles semblent très variables.

L. Pfeiffer (**91**) donne 22 à 42 μ de longueur sur 18 à 26 μ de largeur.

Raillet et Lucet (**91**) donnent 26 à 35 μ sur 14 à 20 μ.

Reincke (**66**) et Neumann (**61**) donnent seulement 24 μ sur 12 μ.

J'ai trouvé moi-même, comme chiffres moyens, 24 à 36 μ sur 11 à 23 μ.

Le développement des spores se fait en trois ou quatre jours. C'est une Coccidie exogène.

Coccidium oviforme Leuckart.

De même que la précédente, avec laquelle beaucoup d'auteurs l'ont confondue, cette espèce a été beaucoup étudiée. Elle se trouve dans les canaux biliaires du Lapin ; on la rencontre souvent dans des sortes de poches formées par la prolifération du tissu conjonctif du foie ; ces poches sont bourrées de Coccidies enkystées et de cellules hépatiques dissociées. Ces poches, caséeuses, ont été faussement assimilées à des tumeurs.

Les kystes atteignent 36 μ sur 18 μ, peuvent même atteindre 40 à 49 μ sur 22 à 28 μ. Ils sont donc plus grands que ceux de *Coccidium perforans*. Les spores ont 12 à 15 μ sur 7 μ.

Il n'y a pas de reliquat cystal.

Le développement se fait en quinze jours. C'est une Coccidie exogène.

Coccidium bigeminum Stiles.

Finck (**54**), Virchow (**60**), Perroncito (**76**), Rivolta (**73, 77**), Grassi (**82**), Pachinger (**87**), Raillet et Lucet (**91**, *b*), Stiles (**91**).

SYN. *Cytospermium canis familiaris,* Perroncito.
Cytospermium villosum intestinalis canis et felis, Rivolta.
Coccidium Rivolta, Grassi.
Eimeria ? Pachinger.
Coccidium bigeminum, Stiles, 1871.

Cette Coccidie habite l'intestin du Chat, où elle fut découverte par Finck.

C'est une *Coccidie géminée*, déjà trouvée par Finck. Raillet et Stiles, qui l'ont surtout étudiée, distinguent trois variétés, habitant le Chien, le Chat et le Putois :

Var. *Canis*, 12 à 15 μ sur 7 à 9 μ ;

Var. *Cati*, 8 à 10 μ sur 7 à 9 μ ;

Var. *Putorii*, 8 à 12 μ sur 6 à 8 μ.

Peut-être même y aurait-il une variété *hominis* (Raillet) se rapportant à un cas observé par Kjellberg.

Coccidium hominis Rivolta.

Plusieurs cas ont été observés, chez l'Homme, de Coccidies intestinales fort semblables à *Coccidium perforans* et à *C. bigeminum*. Les données manquent pour établir une espèce à caractères bien tranchés. Quelques cas de coccidiose intestinale ont été pourtant indiqués, ainsi que des cas de tumeurs (?) occasionnés dans le foie par des organismes ressemblant à des Coccidies. Eimer (**70**), Rivolta (**77**), Leuckart (**79**), en ont cité plusieurs. Gübler (**58**) et Virchow (**60**) ont vu, dans le foie, des kystes ovalaires de 56 μ avec des spores (?) ou des sporozoïtes (?) occasionner des tumeurs spéciales. Kjellberg et Raillet (**91**) ont aussi trouvé des Coccidies intestinales.

Raillet a décrit, chez un enfant atteint de diarrhée chronique, un *Coccidium* ayant 15 μ de long sur 11 μ de large[1].

Il faut mettre à part la description de Lindemann, qui n'a certainement pas vu de Coccidie dans le cas qu'il a observé, et de Künstler et Pitre (**84**). Ces derniers ont trouvé, dans le pus extrait de la cavité pleurale d'un malade atteint de pleurésie chronique latente, des spores (?) ou des kystes (?) renfermant 10 à 20 corpuscules falciformes ayant de 18 à 20 μ de longueur. Il est difficile de classer cette Coccidie (car il est probable que c'est une Coccidie) sans avoir une description et des figures plus complètes.

Coccidium falciforme Schuberg.

Schuberg (**92**), L. Pfeiffer (**95**), J. Jakson Clarke (**95**).

Cette Coccidie a été trouvée par Schuberg chez des Souris blanches, dans l'intestin.

La capsule est sphérique, subsphérique ou cylindroïde. Elle a 32 μ à 22 μ (Clarke). Il n'y a pas de micropyle. Le développement a lieu en deux à quatre jours ; la quadripartition n'est pas précédée d'une bipartition.

Dans chaque spore se trouve, à un pôle, un corpuscule brillant (qui est, nous le verrons, un simple épaississement capsulaire).

Coccidium viride, Labbé.

Labbé (**93**, *a*).

J'ai trouvé cette espèce dans l'intestin de *Rhinolophus fer-equinum*, provenant des grottes de Puades, près de Banyuls. Je l'ai rencontrée dans deux cas, sur vingt-deux exemplaires examinés.

C'est une très petite Coccidie, remarquable par la teinte verdâtre ou jaune verdâtre de son plasma.

Il y a trois formes capsulaires :

Une forme ovalaire ou piriforme, ayant environ 20 μ sur 13 μ 5 ;

[1] Je n'ai pu consulter : Severi, *Gregarinosi pulmonale in infante nato morto*, Genova, 1892.

Une forme sphérique de 15 μ environ ;

Une forme piriforme à micropyle tronqué ; la troncature est d'environ 6 à 7 μ.

Le *Coccidium viride* ne se distingue nullement, par ses autres caractères, de *C. perforans*, dont il n'est peut-être qu'une variété.

Une autre Coccidie (est-ce le *Coccidium viride ?*) a été décrite par Virchow (**60**, p. 342, pl. X) dans le rein des Chauves-souris. Les figures ne laissent pas voir s'il s'agit d'un *Coccidium* ou d'une Disporée.

Coccidium tenellum Raillet et Lucet.

Syn. *Psorospermium avium*, Rivolta et Silvestrini (**68**).
Gregarina avium intestinalis, Rivolta (**75**).
Psorospermium cuniculi, Rivolta (**77**).
Coccidium Rivolta, Harz (**86**).
Coccidium perforans, Raillet (**85**).
Coccidium tenellum, Raillet et Lucet (**91**).

Rivolta et Silvestrini (**73**), Rivolta (**73**), Perroncito (**76**), Rivolta (**77-78**), Leuckart (**79**), Rivolta et Delprato (**80**), Heller (**80**), Zürn (**82**), Harz (**86**), Raillet (**85**), Riek (**88**), Raillet et Lucet (**91-92**), Pfeiffer (**92**), Labbé (**93**).

Cette Coccidie habite l'intestin du Poulet.

Les jeunes stades sont bourrés de granules chromatoïdes et de granules plastiques jaunes, verdâtres ou noir verdâtre [1].

La capsule mince, anhiste, claire, présente trois formes :

L'une, ovoïde, ayant 24 à 36 μ sur 12 à 22 μ (Raillet donne, comme dimensions, 21 à 25 μ sur 17 à 19 μ. C'est la plus fréquente ;

L'autre, piriforme, à micropyle tronqué ;

La troisième, sphérique (environ 24 μ).

Il y a un très petit reliquat cystal et un reliquat sporal. L'évolution des spores est rapide et se fait en deux, trois jours.

J'ai observé, chez des Alouettes (*Alauda arvensis*), une Coccidie

[1] Piana aurait trouvé dans le mésentère du Poulet des corps ovoïdes mesurant de 10, 20 μ à 70 μ remplis de granulations variant du « verde sbiadito e il verde scuro ed il nero ». Sont-ce des jeunes stades de *Coccidium tenellum ?*

qui ne peut être rapportée qu'aux variétés sphériques ou tronquées de *Coccidium tenellum* [1].

Coccidium truncatum Raillet.

Raillet et Lucet (**91**), Pfeiffer (**92**).

D'après Raillet, cette Coccidie se distinguerait de *Coccidium tenellum* par « l'aspect tronqué de l'un des pôles, aspect qui tient à l'existence d'un micropyle très apparent et relativement large, s'ouvrant au sommet d'une partie rétrécie et saillante. » (Raillet et Lucet.)

La capsule a 20 à 22 μ sur 13 à 16 μ.

Habitat : les tubes urinifères du rein de l'Oie domestique.

Coccidium Pfeifferi, nov. sp.

Pfeiffer (**92**).

Habitat : intestin du Pigeon domestique.

Kyste sphérique ou subsphérique de 16 à 18 μ.

Développement des spores en trois jours.

J'ai retrouvé cette Coccidie chez quelques Passereaux et chez la Tourterelle (*Turtur*). Elle ne semble pas différer des formes rondes de *Coccidium tenellum*, dont elle ne serait alors qu'une variété.

Coccidium roscoviense Labbé.

Labbé (**93**, *b*).

Cette Coccidie a peut-être été vue par Zürn (p. 138), qui a décrit (?) chez les Oiseaux aquatiques « des Grégarines rondes, très petites ».

Je l'ai trouvée, à Roscoff, dans l'intestin d'Échassiers et de Palmipèdes.

Je l'ai rencontrée chez les Échassiers suivants : *Charadrius cantia-*

[1] L'historique de cette Coccidie est intéressante. Elle fut découverte par Rivolta et Silvestrini, réétudiée par Perroncito, puis par Rivolta qui décrivit deux formes sous les noms de *Gregarina avium intestinalis* et de *Psorospermium avium.* (L'une de ces formes est sûrement la *Pfeifferia avium,* Labbé). Haller et John signalèrent une Coccidie dans des cas d'inflammation intestinale diphtéritique du Poulet. Il faut aller jusqu'à Raillet et Lucet pour avoir une bonne description de cette Coccidie. Ces auteurs ont pu reproduire artificiellement l'infection en faisant avaler

nus Lath. ; *Ch. philippinus*, Scop. ; *Strepsilas interpres* Ulig. ; *Numenius phæopus* Lath. ; *Pluvialis apricarius* Bp. ; *Totanus calidris* Bechst ; *Calidris arenaria* Leach. ; *Pelidna torquata* Degl. ; *Tringa alpina* L. ; *Actitis hypoleucos* Bore. Je ne l'ai trouvée que chez un seul Palmipède marin : *Phalacrocorax cristatus* Degl. (2 cas sur 4). Cette Coccidie se trouve certainement chez d'autres Oiseaux riverains, car je l'ai également trouvée chez *Motacilla alba* L., à Roscoff.

Une Coccidie, certainement très voisine, sinon identique, se trouve dans l'intestin du Canard.

Elle diffère peu de *Coccidium tenellum*. La capsule mince, piriforme, a 16 à 18 μ sur 14 à 16 μ ; elle est généralement tronquée à l'extrémité antérieure, formant un pseudo-micropyle. Il y a très souvent aux pôles, soit l'un près de l'autre, soit aux deux extrémités, deux globules brillants, réfringents. Les jeunes stades sont souvent verdâtres ou jaune verdâtre. Accidentellement (*Charadrius*, *Motacilla*), les jeunes Coccidies peuvent pénétrer dans le tissu conjonctif des villosités. J'ai pu même voir, dans ce cas, des divisions cellulaires.

Coccidium Delagei Labbé.

Labbé (**93**, *c*).

Habitat. — Intestin de *Cistudo europæa*.

Capsule ovoïde, parfois sphérique, ayant en moyenne 22 μ sur 16 à 17 μ. Plasma très condensé.

Orientation particulière des spores à l'un des pôles ; le reliquat cystal, toujours volumineux, globuleux et vacuolisé, se trouve à l'autre pôle. Segmentation comme dans un œuf télolécithe.

Développement exogène en trois à quatre jours.

à de jeunes poussins infestés des kystes recueillis dans le cœcum de Poulets malades et avec des spores développées par la culture. Rivolta prétend avoir fait développer *Coccidium perforans* dans l'intestin de la Poule. Mais le fait ne paraît pas exact.

Les auteurs ont attribué à cette Coccidie beaucoup de désordres organiques : « Laringite ad angina laringea crupale psorospermica ; rinite o corriza psorospermica ; stomatite cruposa psorospermica ; conjonctivite crupale psorospermica ; psorospermica della crista ; enterito psorospermica. » (Rivolta et Silvestrini).

Coccidium proprium Schneider.

SYN. *Orthospora propria,* Schneider (**81**).
Coccidium proprium et sphæricum, Schneider (**92**).
Coccidium proprium, Labbé (**93**, *c*).

Habitat. — Intestin des *Triton cristatus*, *tæniatus*, *palmatus*, *punctatus*.

Capsule ovoïde ou sphérique, 29 à 30 µ sur 20 µ. Le plasma, condensé avec de gros granules plastiques, a 19 µ de diamètre.

Pas d'orientation des spores dans le kyste. Reliquat cystal comme chez *Coccidium Delagei.*

Développement exogène en deux ou trois jours.

J'ai trouvé une Coccidie, qui doit être voisine, sur des coupes de très jeunes *Triton Gemmæi.* Cette Coccidie, que je n'ai pu étudier à l'état frais, mesure 21 µ sur 12 µ.

Coccidium gasterostei Thélohan.

Thélohan (**90**).

Habitat. — Le foie de l'Épinoche (*Gasterosteus aculeatus*).

La capsule a 16 à 18 µ; les spores, 10 µ sur 6 µ.

Il n'y a pas de reliquat cystal, mais un reliquat sporal.

(Cette espèce est peut-être une *Goussia,* bien que Thélohan n'ait pas vu de ligne de déhiscence aux spores.)

Coccidium sardinæ Thélohan.

Thélohan (**90**).

Habitat. — Testicule de la Sardine (Concarneau).

Se trouve dans 95 pour 100 des cas.

Capsule = 40 à 50 µ; sphérique.

Pas de reliquat sporal.

Il y a un très abondant reliquat cystal; mais les spores ne sont pas toujours orientées, comme le croyait Thélohan, d'un même côté de ce reliquat, qui n'a pas de forme déterminée, comme chez les autres *Coccidium.* Pas de reliquat sporal.

Comme la précédente, c'est peut-être une *Goussia.*

Coccidium (?) *giganteum*, Labbé.

Labbé (**95**).

Habitat. — *Lamna cornubica*, intestin spiral. Trouvé dans un cas sur deux.

Jeunes stades avec granules des Thélohan. La capsule, transparente, cylindroïde, très grande, peut atteindre 70 μ sur 40 μ et est très allongée par rapport à la largeur. Le plasma, très petit, relativement, très concentré, est relégué à une des extrémités. Il ne dépasse guère 35 μ de diamètre. Il se forme quatre spores. Quant au développement, peut-être exogène, il n'a pu être suivi complètement. (Voir fig. 4, pl. XVII.)

GENRE *GOUSSIA*, NOV. GEN.

Diffère du genre *Coccidium* par ses spores bivalves, s'ouvrant comme une *gousse* de légumineuse ; la déhiscence est indiquée par un léger bourrelet.

Développement endogène et intracellulaire.

Goussia variabilis Thel.

Syn. *Coccidium variabile*, Thélohan (**93**).

Habitat. — Extrêmement commune dans les cellules épithéliales de l'intestin, du rectum et des appendices pyloriques de presque tous les petits Téléostéens des herbiers. (*Cottus bubalis*, *Crenilabrus-melops*, *Lepadogaster Gouanii*, *Gobius bicolor*, etc., *Anguilla vulgaris* [Roscoff].)

Capsule sphérique, mince, 15 à 20 μ.

Plasma avec granules de Thélohan.

Spores ovoïdes, 9 à 11 μ sur 4 à 5 μ. A la petite extrémité, deux petits tubercules réfringents (répondant aux corpuscules de Stieda), simples épaississements de la capsule limitant un pseudo-micropyle.

Cette espèce présente de nombreuses variétés de forme et de taille.

Goussia lucida Labbé.

Syn. *Coccidium lucidum* Labbé (**93**).

Habitat. — Intestin et surtout intestin spiral de *Mustelus vulgaris* et *Scyllium catulus* (Roscoff).

Capsule sphérique ou légèrement ovoïde, très mince, ayant 10 à 11 μ, rarement davantage.

Plasma avec granules de Thélohan.

Spores rondes ou ovalaires ayant à peine 5 μ, 8 à 6 μ, *extrêmement réfringentes*. Pas de reliquat cystal. Reliquat sporal. Deux sporozoïtes courts.

Goussia cruciata Thélohan.

Syn. *Coccidium cruciatum*, Thélohan (**92**).

Habitat. — Le foie du *Caranx trachurus*.

A été trouvée à Concarneau dans trois cas sur six, à Saint-Valéry-en-Caux, cinq fois sur huit.

Capsule sphérique très mince, ayant environ 25 μ.

Les spores *en croix*, elliptiques ou ovalaires, ayant 7 à 9 μ sur 6. Reliquat sporal considérable. Pas de reliquat cystal.

Cette Coccidie déterminerait dans les diverticules de la tunique conjonctive des vaisseaux des sortes de pseudo-anévrismes (Thélohan).

Goussia clupearum Thélohan.

Syn. *Coccidium clupearum*, Thélohan (**92-94**).

Habitat. — Foie de la sardine (*Alosa sardina*) où Thélohan l'a trouvé huit fois sur soixante, du hareng (*Clupea harengus*), de l'anchois (*Engraulis encrasicholus*). Je l'ai trouvé également dans l'intestin du maquereau (*Scomber scomber*).

Le kyste sphérique a 18 à 21 μ ; parfois il est ovalaire (*Maquereau*). Quatre spores ovoïdes de 9 μ sur 6 μ, sans reliquat cystal. Les 2 sporozoïtes sont associés dans la spore à un reliquat sporal volumineux.

Müller et Retzius (*Müller's archiv*, 1842, pl. VIII) ont figuré une Coccidie analogue dans *Gadus callarias*.

Goussia motellæ Labbé.

Syn. *Coccidium motellæ*, Labbé (**93**).

N'est peut-être qu'une variété de la précédente.

Habitat. — Intestin et cœcums pyloriques de *Motella tricirrata*, où elle se trouve en compagnie de *Crystallospore* (Roscoff).

Capsule ronde ou ovalaire ayant 13 à 14 μ.

Plasma avec granules de Thélohan.

Reliquat sporal considérable.

Goussia minuta Thélohan.

Syn. *Coccidium minutum*, Thélohan (**92**).

Habitat. — La rate, le foie et le rein de la Tanche (*Tinca fluviatilis*).

Capsule très mince ayant 9 à 10 μ.

Spores fusiformes sans reliquat sporal ni cystal.

Déterminent chez les Tanches des tumeurs cellulaires du foie (Thélohan).

Goussia Thelohani, nov. sp.

Syn. *Coccidium* (?) du Labre, Thélohan (**94**).

Habitat. — Le foie des Labres.

Kyste ayant 25 à 30 μ.

Spores presque sphériques de 10 à 12 μ sur 8 à 10 μ.

Cette Coccidie se trouve dans des productions histologiques particulières du foie. Dans ces néoplasmes se développeraient secondairement les Coccidies (Thélohan) ?

Goussia (?) bigemina, nov. sp.

Est-ce bien une *Goussia*? C'est une Coccidie géminée, parasite de l'intestin d'*Ammodytes tobianus*. Le kyste normal a 27-28 μ, et arrondi. Je n'ai pu avoir tous les stades. Il se forme quatre spores ovalaires. Je n'ai pu voir les sporozoïtes.

GENRE *CRYSTALLOSPORA*, NOV. GEN.

Spores affectant une forme géométrique remarquable, rappelant certains cristaux. « L'enveloppe est formée de deux pyramides à base hexagonale accolées par leurs bases. Le sommet, un peu tronqué, est surmonté d'une petite pyramide à angle plus ouvert» (Thélohan). La spore est donc un dodécaèdre régulier d'hexaèdre à sommets affectés d'un pointement direct à six facettes. Toutes les arêtes sont marquées d'un bourrelet saillant.

Une seule espèce.

Crystallospora Thelohani Labbé.

Syn. *Coccidium crystalloïdes,* Thélohan (**94**).

Habitat. — Commune à Roscoff dans l'intestin et surtout les cœcums pyloriques de *Motella tricirrata*, où elle se trouve dans le tissu conjonctif sous-muqueux au niveau de l'axe des villosités.

A cette question, posée et non résolue par Thélohan : « Le parasite occupe-t-il d'abord une cellule conjonctive ou se développe-t-il simplement entre les faisceaux ? » je puis répondre que les jeunes stades sont toujours intra-épithéliaux, et s'enfoncent ensuite dans le tissu conjonctif sous-jacent.

Plasma avec granules de Thélohan.

Capsule sphérique ayant 20 à 22 μ.

Spores : caractères du genre. On peut ajouter à ce que dit Thélohan, que la déhiscence se fait par la base des pyramides qui se séparent comme les valves des *Goussia.* Il y a de plus un reliquat sporal et toujours une endospore ovalaire à l'intérieur de l'épispore, seule décrite par Thélohan.

DEUXIÈME TRIBU.

TRISPORÉES.

Les *Trisporées* renferment le seul genre *Bananella*, qui a le plus *généralement* trois *spores.*

GENRE *BANANELLA* LABBÉ.

Trois spores, peut-être parfois quatre.

Spore dizoïque.

Bananella Lacazei Labbé.

Labbé (**95**, *b*).

Caractères du genre.

Habitat. — Intestin de *Lithobius forcipatus.*

Plasma renfermant, outre des granules plastiques, des granules chromatoïdes et des granules éosinophiles très gros, entièrement ou partiellement acidophiles.

Capsule mince, ovalaire ou sphérique, ayant 35 à 40 μ.

Trois spores le plus souvent, peut-être parfois quatre, ayant 27 μ à 35 μ sur 13 à 15 μ, arquées avec deux tubercules terminaux, pas constants; la paroi est épaissie latéralement.

Au centre de l'épispore, l'endospore circonscrit deux sporozoïtes nuciéés longs de 23 à 25 μ et repliés l'un sur l'autre. Il y a un reliquat sporal.

TROISIÈME TRIBU.

DISPORÉES.

Les Disporées n'ont plus que deux spores. La sporulation est une simple division. Il y a trois genres, suivant que chaque spore renferme 2 (*Isospora*), 4 (*Diplospora*) ou *n* sporozoïtes (*Cyclospora*).

GENRE *CYCLOSPORA* SCHNEIDER.

Schneider (**81**).

Deux spores dizoïques.

Une seule espèce.

Cyclospora glomericola Schneider.

Schneider décrit cette Coccidie dans le tube digestif des Glomeris.

Les kystes cylindriques, allongés, ont de 25 à 35 μ sur 9 à 10 μ. Leur cavité est cloisonnée par deux planchers parallèles aux bases. (Probablement une deuxième enveloppe kystique?)

Les spores renferment un reliquat sporal et 2, rarement 3 sporozoïtes.

Cyclospora (?).

L. Léger [1] signale chez les Géophiles, dans l'intestin, une Coccidie sphérique, ayant 18 μ de diamètre, qu'il rapproche du genre *Orthospora* (?) qui n'existe pas. Il y aurait quatre corpuscules falciformes, « deux dans chaque hémisphère ». On peut penser, d'après la figure de l'auteur, que cette Coccidie est une *Cyclospora* disporée et dizoïque; mais l'auteur ne figure pas l'enveloppe des spores, ce qui ne permet pas de classer cette Coccidie avec certitude.

GENRE *ISOSPORA* SCHNEIDER.

Schneider (**81**).

Deux spores polyzoïques.

Une seule espèce.

Isospora rara Schneider.

Cette Coccidie est décrite succinctement par A. Schneider chez une limace noire (?).

Les kystes sphériques renfermeraient deux spores piriformes, renfermant des sporozoïtes nombreux. Ceux-ci seraient formés de trois segments, les deux segments terminaux étant très réfringents. (Ce sont sans doute des vacuoles ou des granules.)

GENRE *DIPLOSPORA* LABBÉ.

Labbé (**93**, *a*).

Deux spores tétrazoïques.

Diplospora Lacazei Labbé.

Cette espèce vit dans l'intestin des passereaux, où elle varie de taille. Les kystes sont toujours sphériques ou subsphériques. Nous

[1] L. Léger, *Nouvelles Recherches sur les Polycystidées parasites des Arthropodes terrestres* (*Annales de la Faculté des sciences de Marseille*, t. VI, fasc. 3, p. 51, pl. II, fig. 22-23).

avions autrefois (**93**, *a*) décrit deux espèces : *Diplospora Lacazei* serait remarquable par ses dimensions plus grandes, dépassant 22 μ, la minceur de sa capsule et le développement de ses spores en trois ou quatre jours. *Diplospora Lacazei* existe avec ces caractères chez *Alauda arvensis ; D. Rivoltæ* s'en distinguerait par ses dimensions plus faibles (de 16 à 22 μ), l'épaisseur de sa capsule et son lent développement (de douze à quinze jours). En réalité, il y a tous les passages entre ces divers caractères chez les différents oiseaux où le *Diplospora Lacazei* est parasite.

Chez *Anthus pratensis*, la capsule mesure 21 μ ; chez *Ligurinus chloris*[1], 16 μ ; chez *Saxicola œnanthe*, 21 μ 6 ; chez *Alauda arvensis*, 25 μ ; chez *Chelidon urbica*, 22 μ, etc.

Il y a de même beaucoup de variations dans l'épaisseur de la capsule, et la rapidité du développement des spores. Nous croyons donc que cette Coccidie que nous nommons *Diplospora Lacazei* présente beaucoup de variations individuelles, mais ne doit pas être scindée en plusieurs espèces. Voici la liste des Passereaux dans l'intestin desquels nous avons rencontré cette Coccidie :

Coracias garrula ; Alcedo ispida ; Upupa epops ; Corvus corone ; Sturnus vulgaris ; Passer domesticus ; Pyrrhula vulgaris ; Coccothraustes vulgaris[2] ; Ligurinus chloris ; Fringilla cælebs ; Fringilla monti fringilla ; Cannabina linota ; Carduelis elegans ; Emberiza citrinella ; Alauda arvensis ; Galerida cristata ; Budytes flava ; Motacilla alba ; Oriolus galbula ; Turdus merula ; Rubecula familiaris ; Saxicola œnanthe ; Sylvia atricapilla ; Sylvia hortensis ; Parus cyanus ; Hirundo rustica ; Chelidon urbica ; Cotyle riparia ; Cypselus apus.

J'ai trouvé cette Coccidie à Roscoff et à l'île de Batz. Chez *Passer domesticus*, *Ligurinus chloris*, sept ou huit fois sur dix ; chez *Saxicola œnanthe* et *Rubecula*, cinq fois sur dix. L'abondance du parasite varie avec les localités.

[1] Il y a des formes légèrement ovalaires ayant 16 à 18 μ sur 15 μ 8.

[2] Condorelli et Fiore (**93**) ont décrit une Coccidie chez *Coccothraustes vulgaris*. Nous n'avons pu nous procurer l'opuscule de ces auteurs.

APPENDICE.

Sous ce titre, nous rassemblons un certain nombre de Coccidies sur lesquelles nous n'avons que des données trop insuffisantes pour permettre de les classer sous des noms de genre. Cependant, une première catégorie de Coccidies peuvent être rattachées au genre *Coccidium*. Ce sont les suivantes :

1° Une Coccidie décrite par Z. Schokke[1] et Hess[2] chez le Cheval, où elle causerait une dyssenterie hémorragique endémique, souvent mortelle. Les kystes ont 26 μ sur 18 μ et montrent quatre spores après huit jours de culture ;

2° Une Coccidie décrite par Curtice[3] chez le Mouton. Les kystes ont 18 à 21 μ sur 15 μ (*Cf.* Stiles) ;

3° Une Coccidie décrite par Zürn et Preger chez le Veau (probablement le *Cytospermium Zürni* de Rivolta) ;

4° Une Coccidie décrite par Z. Schokke et Hess chez la Chèvre (*Cf.* 1°) ;

5° Chez le Porc, Johne[4] décrit un *Coccidium* de 33 à 37 μ sur 15 μ.

[Il est probable que ces cinq *Coccidium* appartiennent à une même espèce, peu différente de *C. perforans*, et qui serait répandue chez tous les animaux domestiques.]

Nous n'avons pas communication de la note de Liénaux (*Annales de médecine vétérinaire*, Bruxelles, 1891, p. 16), qui a décrit une Coccidie (?) dans les poumons du Chien. Est-ce *Coccidium bigeminum* ?

Chez les petits Mammifères, Eimer et Grassi ont signalé des Coccidies, non encore étudiées, chez la Taupe, le Rat, le Hamster, la Belette, etc.

Notons aussi une Coccidie trouvée par Grassi chez *Coronella austriaca*, Tétrasporée (spores de 7 μ sur 4 μ 5) dizoïque.

[1] *Sweizer Arch. f. Tierheilkunde*, vol. XXXIV, 1892.

[2] Même recueil.

[3] *Journ. Comp. rend. and Veter. Arch.*, avril 1892.

[4] *Jahresbericht für das Veterinar wess. im Kön. Sächsen für* 1882.

Chez le Crapaud, le même auteur a trouvé une Disporée tétrazoïque (*Diplospora* [?]).

Nous ne pouvons guère placer parmi les Polyplastidées le *Diplocystis Schneideri* Künstler, qui est probablement une Grégarine cœlomique, non plus que la *Gymnospora* de Moniez, qui est bien peu connue encore, mais qui, s'il était prouvé que le kyste possède des sporoductes, serait une Coccidie bien proche des Grégarines. Malheureusement, il est plus probable que *Gymnospora* est une Grégarine cœlomique. C'est aussi une Grégarine que Beddart (**88**) a trouvée chez les *Perichæta*.

Nous ne pouvons qu'être très réservé au sujet des Coccidies décrites, dans l'œuf de Poule, par Podwissozky.

Dès 1878, Grassi et Parona[1] avaient trouvé des kystes remplis d'éléments comme des spores, qui évoluèrent en *Leptomitus*. A. Fumagalli[2], avant eux (en 1870), avait trouvé ces *Leptomitus* dans l'œuf de Poule. Burdach y a trouvé le *Sporothricum albuminis;* Schenk, le même (var. *brunneum*)*;* Rayer, le *Dactylium ovogenum;* Hoffmann, une espèce d'*Hœtophora;* Panceri, des Mucédinées, des *Aspergillus*, etc.

Il paraît peu certain, d'après les descriptions de Podwissozky, que l'auteur ait eu affaire à des Coccidies, mais plus probablement à des Cryptogames. Dans l'œuf du Lapin (**93**), le même auteur a trouvé des inclusions qui ne sont certainement pas des Coccidies (peut-être est-ce simplement le *noyau vitellin* de Balbiani ?)[3].

Viennent ensuite quelques Coccidies, simplement signalées, mais non connues.

Cretya neapolitana de Mingazzini, trouvée par cet auteur dans l'intestin des *Sphirœna*, n'a été rencontrée qu'à l'état de kyste indivis ; il semble probable que cette *Cretya* doit se rapporter aux *Pfeifferia*

[1] *Rendi conti del R. Inst. Lombard.*, XI, p. 237-245.

[2] *Rendi conti del R. fnst. Lombard.*, 1870, p. 176.

[3] Dans l'œuf des Poissons et des Batraciens, on a souvent trouvé des inclusions bizarres qui ne peuvent absolument pas être considérées comme des Coccidies.

et être voisine de *Pf. gigantea*, auquel cas le nom de *Cretya* devra disparaître.

Eimer a signalé, dans l'intestin des Lézards et des Grenouilles, une Coccidie dont il donne quelques figures dans son travail; mais on ne peut savoir si l'on est en présence d'une Polyplastidée ou d'une Oligoplastidée. Pachinger désigne sous le nom de *Molybdis Entzii* (**86**) une Coccidie ronde ou ovalaire, ayant 30 μ sur 13 μ, qu'il aurait trouvée dans l'estomac (?) de la Grenouille [1]. Ce serait l'*Eimeria* dont Eimer a décrit les premiers stades.

Pachinger a, de même, rencontré chez le Cheval, dans les reins, trois cas d'*Eimeria* (?).

La « Coccidie » découverte par Pollard (**93**) chez l'*Amphioxus* semble une Grégarine voisine de celle des Ascidies. Le *Psorospermium Hæckelii* de Wierzejski (**89**) et Zacharias (**89**), les Sporozoaires parasites des Cyclopides (Cheviakof, **93**) sont sans aucun doute des Myxosporidies voisines des *Glugea*.

Nous ne pouvons parler de toutes les formations, parasitaires ou non, qu'on a rapprochées des Coccidies. Il nous faut cependant noter le cas de parasite trouvé par Max Flesch (**84**) dans les villosités du Cheval. Ce parasite, ayant 60 à 80 μ, se trouve à la base des villosités. L'auteur lui donne le nom de *Globidium Leuckarti*. Mais il est bien douteux que ce soit un Sporozoaire.

Le Sporozoaire trouvé par Schneider dans le tissu conjonctif du manteau de *Solen vagina* est, sans doute, une larve de Nématode [2].

J'ai retrouvé des kystes semblables (certainement de jeunes nématoïdes) dans la cavité générale d'*Amphiglene mediterranea*, où ils m'avaient été signalés par M. Racovitza. Ces kystes avaient une moyenne de 27 à 28 μ et possédaient une membrane épaisse, chitineuse, de plus de 3 μ. A l'intérieur était un corps enroulé, ressemblant à une larve de nématoïde.

[1] *Jamais* les Coccidies n'habitent l'estomac des Vertébrés, ce qui infirmerait cette observation.

[2] Schneider, *Signalement d'un nouveau Sporozoaire* (*Tablettes zoologiques*, 1892).

La table dichotomique suivante pourra permettre d'arriver facilement à la détermination du genre d'une des Coccidies contenues dans ce mémoire.

1.	Stade libre mobile à l'état adulte	2
	Pas de stade libre mobile à l'état adulte	3
2.	Stade de sporulation jamais intracellulaire	*Grégarines.*
	Stade de sporulation toujours intraglobulaire	*Hémosporidies.*
3.	Pas d'enveloppe kystique	*Gymnosporidies.*
	Une enveloppe kystique	4
4.	Sporozoïtes dérivant directement de l'archéspore	5
	Sporozoïtes se formant dans une spore dérivée de l'archéspore	7
5.	Sporozoïtes falciformes ou de forme arquée	6
	Sporozoïtes en forme d'épingle	*Rhabdospora.*
6.	Sporozoïtes peu nombreux, orientés en méridiens autour d'un seul reliquat cystal	*Eimeria, Gonobia.*
	Sporozoïtes nombreux, dimorphes, orientés autour de plusieurs reliquats cystaux	*Pfeifferia.*
7.	Spores en nombre indéterminé	8
	Spores en nombre défini	12
8.	Spores avec prolongements caudaux	*Minchinia.*
	Spores sans prolongements caudaux	9
9.	Spores rondes	10
	Spores ellipsoïdes ou ovalaires	11
10.	Sporozoïtes en nombre supérieur à deux	*Klossia.*
	Deux sporozoïtes dans la spore	*Adelea.*
11.	Un seul sporozoïte dans la spore	*Barroussia.*
	Deux-quatre sporozoïtes	*Hyaloklossia.*
12.	Quatre spores	13
	Trois spores	*Bananella.*
	Deux spores	15
13.	Spore bivalve	14
	Spore non bivalve	*Coccidium.*
14.	Spore ronde ou ovalaire	*Goussia.*
	Spore bipyramidale	*Crystallospora.*
15.	Nombre non défini de sporozoïtes	*Isospora.*
	Nombre défini de sporozoïtes	16
16.	Deux sporozoïtes dans la spore	*Cyclospora.*
	Quatre sporozoïtes dans la spore	*Diplospora.*

HOTES DES PARASITES.

Nous donnons ici une table indiquant, en regard d'un animal, le nom des Coccidies qui l'habitent.

MAMMIFÈRES.	
Homo	*Coccidium hominis* Rivolta. Intestin.
(Singe [?])	*Coccidium* (?) Piana.
Rhinolophus fer-equinum	*Coccidium viride* Labbé. Int.
	Coccidium (?) Virchow. Rein.
Lepus cuniculus	*Coccidium oviforme* Leuckart. Foie.
	Coccidium perforans Leuckart. Int.
	Pfeifferia princeps Labbé. Int.
Sorex	*Eimeria falciformis* Schneider. Int.
	Eimeria Smith. Rein.
	Pfeifferia Schuberg. Int.
	Coccidium falciforme Schuberg. Int.
Talpa	*Coccidium* Leuckart. Int.
Cavia	*Coccidium* Leuckart. Int.
Canis familiaris	*Coccidium bigeminum* Stiles, var. *canis*. Int.
Felis domesticus	*Coccidium bigeminum* Stiles, var. *felis*. Int.
Putorius	*Coccidium bigeminum* Stiles, var. *putorii*. Int.
Sus	*Coccidium* (?). Int.
Capra	*Coccidium* (?) Hess et Schokke. Int.
Ovis	*Coccidium* Leuckart. Int.
Equus	*Coccidium*. Int.
	Eimeria (?) Pachinger. Int.
	Globidium Flesch. Int.
Bos	*Pfeifferia* (?) Smith. Int.
	Coccidium Rivolta. Int.
OISEAUX.	
Gallus	*Coccidium tenellum* Raillet. Int.
	Pfeifferia avium Labbé. Int.
Anas	*Coccidium* Labbé. Int.
Anser	*Coccidium truncatum* Raillet. Rein.
Columba	*Coccidium Pfeifferi* Labbé. Int.
Turtur	*Coccidium Pfeifferi* Labbé. Int.
Meleagris	*Coccidium bigeminum* Stiles. Int.
Passereaux	*Diplosphora Lacazei* Labbé. Int.
	Pfeifferia avium Labbé. Int.
Palmipèdes, Échassiers.	*Coccidium Roscoviense* Labbé. Int.
REPTILES.	
Lacerta muralis	*Gonobia lacertæ* Mingazzini. Ovaire.
Zamenis viridiflavus	*Gonobia colubri* Mingazzini. Testicule.

Coronella austriaca.........	*Diplospora* (?) Grassi. Int.
Cistudo europæa...........	*Coccidium Delagei* Labbé. Int.
Crocodilus vulgaris.........	*Coccidium* Solger. Int.
BATRACIENS.	
Rana esculenta.............	*Hyaloklossia Lieberkühni* Labbé. Rein.
	Molybdis Entzii Pachinger. Int.
Rana temporaria..........	*Hyaloklossia Lieberkühni* Labbé. Rein.
Triton cristatus............	*Coccidium proprium* Schneider. Int.
	Pfeifferia tritonis Labbé. Int.
Triton palmatus...........	*Coccidium proprium* Schneider. Int.
Triton punctatus..........	*Coccidium proprium* Schneider. Int.
Triton tæmatus............	*Coccidium proprium* Schneider. Int.
POISSONS.	
Mustelus vulgaris..........	*Coccidium lucidum* Labbé. Int.
Scyllium caniculus.........	*Coccidium lucidum* Labbé. Int.
Acanthias vulgaris.........	*Coccidium lucidum* Labbé. Int.
Lamna cornubica..........	*Pfeifferia gigantea* Labbé. Int.
	Coccidium (?) Labbé. Int.
Alosa sardina.............	*Coccidium sardinæ* Thélohan. Testicule.
Merlucius vulgaris.........	*Goussia clupearum* Thélohan. Int.
Scomber scomber...........	*Goussia clupearum* Thélohan. Int.
Clupea harengus...........	*Goussia clupearum* Thélohan. Foie.
Engraulis encrasicholus.....	*Goussia clupearum* Thélohan. Foie.
Gadus pollachius...........	*Goussia clupearum* Thélohan. Int.
Anguilla vulgaris..........	*Rhabdospora* Henneguy.
Perca fluviatilis...........	*Rhabdospora* Henneguy.
Tinca vulgaris............	*Rhabdospora* Henneguy.
	Goussia minuta Thélohan. Foie, rate, rein.
Gasterosteus pungilius......	*Coccidium gasterostei* Thélohan. Int.
	Rhabdospora Henneguy.
Gasterosteus aculeatus......	*Coccidium gasterostei* Thélohan. Int.
	Rhabdospora Henneguy.
Ammodytes tobianus.......	*Goussia* (?) *bigemina* Labbé. Int.
	Rhabdospora Henneguy.
Caranx trachurus..........	*Goussia cruciata* Labbé.
Motella tricirrata..........	*Coccidium Motellæ* Labbé. Int.
	Crystallospora Thelohani Labbé. Int.
	Rhabdospora Henneguy.
Crenilabrus melops.........	*Goussia Thelohani* Labbé. Int.
	Rhabdospora Henneguy.
Labrus festivus............	*Goussia Thelohani* Labbé. Foie.
Blennius pholis............	*Goussia variabilis* Labbé. Int.
Lepadogaster Gouanii......	*Goussia variabilis* Labbé. Int.
Gobius minutus............	*Goussia variabilis* Labbé. Int.

Gobius bicolor.............	*Goussia variabilis* Labbé. Int.
Cottus bubalis.............	*Goussia variabilis* Labbé. Int.
Sphiræna vulgaris.........	*Cretya* (?) Mingazzini. Int.
Amphioxus...............	*Coccidie* (?) Pollard. Int.

MOLLUSQUES.

Eledone moschata..........	*Klossia octopiana* Schneider. Int.
Octopus vulgaris...........	*Klossia octopiana* Schneider. Int.
Sepia officinalis...........	*Klossia Eberthi* Labbé. Int.
Patella vulgata............	*Minchinia* (?) Labbé. Foie.
Trochus..................	*Minchinia* (?) Labbé. Foie.
Chiton....................	*Minchinia chitonis* Labbé. Foie.
Helix hortensis............	*Klossia helicina* Schneider. Rein.
Helix hispida..............	—
Helix nemoralix..........	—
Helix arbustorum..........	—
Helix umbrosa............	—
Helix fruticum............	—
Succinea Pfeifferi..........	—
Succinea putris............	—
Succinea gigantea..........	—
Neretina fluviatilis.........	*Klossia soror* Schneider. Rein.
Limax?	*Isospora rara.* Schneider. Rein.

ARTHROPODES.

INSECTES.

Gyrinus natator (larves)....	*Adelea simplex* Schneider. Int.
	Eimeria hirsuta Schneider. Int.
Nepa cinerea..............	*Barroussia ornata* Schneider. Int.
	Eimeria nepæ Schneider. Int.
Akis.....................	*Klossia*, sp. Schneider. Corps graisseux.

MYRIAPODES.

Lithobius forcipatus........	*Adelea ovata* Schneider. Int.
	Eimeria Schneideri Butschli. Int.
	Bananella Lacazei Labbé. Int.
Glomeris..................	*Cyclospora glomericola* Schneider. Int.
	Eimeria nova Schneider. Tubes de *Malpighi.*
Cryptops punctatus........	*Eimeria bigemina* Balbiani. Int.
Geophilus ferruginosus......	*Eimeria Pfeifferi* Labbé. Int.
Scolopendra morsitans......	*Adelea dimidiata* Labbé. Int.

DEUXIÈME PARTIE.

STRUCTURE DES COCCIDIES.

Mingazzini (**92**, p. 152) a, le premier, bien indiqué la structure d'une Coccidie : « Il protoplasma del Coccidio... esto è composta come il protoplasma di un ovo di un metazoo, cioè di elemento formativo e di elemento nutritivo, il primo a forma di reticolo plasmatico nelle cui maglie sono compresi i globuli rifrangenti del secondo. »

Un cytoplasme aréolaire (métaplasma, de Mingazzini) contenant dans ses mailles des granules de réserve (endoplasme [1], de Mingazzini); telle est, en résumé, la structure d'une Coccidie intracellulaire; si l'on ajoute à ces parties un noyau, toujours visible au centre de la Coccidie, et un centrosome, nous aurons l'ensemble des organes formant la cellule coccidiale.

Étudions ces diverses parties :

CYTOPLASME.

A l'intérieur d'une fine membrane, le cytoplasme est aréolaire; il n'y a ni ectoplasme, ni endoplasme, au sens ordinaire que ces mots prennent chez les Protozoaires. Le cytoplasme dessine des mailles finement granuleuses, un peu plus renflées aux points d'intersection, avec de très petits cytomicrosomes qui se colorent plus fortement par les réactifs.

Nous verrons que chez les sporozoïtes et les très jeunes formes, le cytoplasma n'offrait pas cette structure ; mais elle se dessine très vite chez les jeunes Coccidies. On peut surtout la voir chez les grands individus de *Klossia* ou de *Pfeifferia gigantea*, chez lesquels les granules d'assimilation sont plus pâles et moins visibles. Cependant, même chez les Oligoplastidées, lorsqu'on emploie comme fixatif le

[1] THÉLOHAN (**94**) a déjà condamné les termes de Mingazzini qui sont, en effet, mal choisis. La distinction n'en est pas moins exacte.

sublimé, qui fait pâlir les granules, on peut voir nettement le reticulum cytoplasmatique.

Le cytoplasme des Coccidies a une grande prédilection pour les couleurs basiques, en particulier pour l'hématoxyline, l'induline, la myrtilline, le bleu de méthylène; les microsomes sont alors très fortement colorés. Si l'on se sert d'une double coloration (hématoxyline-aurantia ou hématoxyline-éosine), l'hématoxyline seule se fixe sur le plasma. La safranine colore le plasma, mais pas très fortement. Par la méthode de Romanovsky, le plasma se présente en bleu ou bleu violet.

Si l'on examine à l'état frais une Coccidie, on voit qu'elle est bourrée littéralement de ces granules d'assimilation que nous allons étudier tout à l'heure ; mais dans certaines espèces, au lieu de présenter un aspect réfringent ou clair comme les *Goussia* ou les *Coccidium* des Poissons, les jeunes stades ont une coloration spéciale. Chez quelques *Coccidium* (*C. viride*, *C. roscoviense*, *C. tenellum*), parfois aussi chez les *Diplospora*, la jeune Coccidie présente une coloration verte, jaune verdâtre ou noir verdâtre. Cette couleur varie sans doute avec la nutrition de l'hôte, car elle ne se présente avec les mêmes caractères que chez un même hôte : cette coloration n'est pas due à un pigment figuré; les granulations comme le plasma sont colorés de la même façon.

Il ne faut pas confondre les aréoles du plasma avec les *vacuoles* qui se présentent dans quelques cas. Chez les Oligoplastidées, elles sont très rares. Au contraire, chez les *Pfeifferia* (*P. Tritonis*, *P. gigantea*), les vacuoles se rencontrent dès les plus jeunes stades. Parfois elles entourent le noyau, de telle sorte qu'il ne reste au centre de la Coccidie, avec le noyau, qu'un peu de cytoplasme. Dans quelques cas, ces vacuoles se remplissent de graisse (*Pfeifferia Tritonis*).

Pour résumer :

Le cytoplasme des Coccidies est aréolaire, renferme parfois des vacuoles ; est ordinairement incolore, mais possède parfois une coloration propre ; possède une affinité particulière pour les colo-

rants basiques ; enfin ne possède aucun mouvement moléculaire propre, comme celui des Grégarines.

Notons encore qu'accidentellement on trouve des globules de *graisse* (vacuoles de *Pfeifferia Tritonis*, jeunes stades de *Coccidium roscoviense*, de *Goussia Labrorum*, de *Minchinia Chitonis*, de *Diplospora Lacazei ;* et du *pigment* (kystes de *Hyaloklossia* et jeunes stades de *Pfeifferia Tritonis*).

GRANULES D'ASSIMILATION.

Tout le corps de la Coccidie est bourré de granules qui se trouvent logés dans les aréoles du cytoplasme.

Nous les diviserons en deux classes :

1° *Granules plastiques.* — Ceux-ci, étudiés par nous (**93-94**) et par Thélohan (**94**), furent dénommés par cet auteur *granules plastiques.* On peut dire que ces granules sont *caractéristiques de toute Coccidie ;* régulièrement arrondis, ne variant guère de taille et d'aspect chez une même espèce, ils sont très petits chez les *Pfeifferia*, très gros et réfringents chez *Coccidium proprium, C. Delagei*, les *Coccidium* des mêmes Poissons, les *Diplospora.* Ils sont ordinairement de même taille, de même réfringence chez le même individu. Généralement, chaque granule plastique est logé dans une aréole distincte du cytoplasme. Chez les *Klossia* des Céphalopodes, pourtant, il y a plusieurs granules plastiques, pâles, peu apparents, dans une même aréole cytoplasmique.

Ils apparaissent dès les premiers stades et persistent jusqu'à la formation des sporozoïtes chez les Monogéniques, jusqu'après la formation des spores chez les Digéniques. Ils sont sans action sur la lumière polarisée. Ils ne sont solubles ni dans la potasse, l'ammoniaque, l'éther et le chloroforme, l'alcool, ni dans les acides dilués. Les liqueurs de Flemming, de Hermann, Perenyi, de Rabl, les fixent bien, mais le sublimé, surtout le sublimé acétique, les fait pâlir et atténue leurs contours.

Thélohan avait déjà remarqué leurs réactions vis-à-vis des matières

colorantes : si on les colore par l'hématoxyline et qu'on décolore ensuite, ils gardent au centre un point coloré fortement. J'ai pu observer que ce *stigma* coloré répond à une petite tache sombre que l'on peut voir à de forts grossissements, sur les granules plastiques observés à l'état frais.

Ils se colorent, après cette décoloration, par les colorants acides, éosine, aurantia, acide picrique, d'une façon uniforme comme le cytoplasme.

Les granules plastiques se colorent simplement en jaune par l'iode. Ils sont réfractaires au carmin.

Bien que nous réservions pour plus tard la question de la nature microchimique de ces granules plastiques, nous pouvons dire tout de suite qu'ils s'éloignent des granules analogues de l'endoplasme des Grégarines, granules formés de paraglycogène (Bütschli) ou zooamylum (Maupas), ou pyxinine (Frenzel). Les granules plastiques sont simplement des granules de réserve de nature albuminoïde. Sont-ils comparables aux leucites des plantes ? Sont-ils de simples réserves alimentaires ? Ce sont là des questions que nous discuterons plus tard.

L'ensemble de leurs propriétés nous autorise à créer pour eux le mot *coccidine*, qui, sans préjuger de leur nature microchimique, indiquera cependant que les réactions de ces granules sont propres aux Coccidies.

2° *Granules chromatoïdes.* — Sous ce nom, nous rangeons des inclusions diverses offrant des réactions spéciales vis-à-vis des réactifs, et qui se présentent avec des caractères divers chez diverses Coccidies.

a. *Granules chromatoïdes proprement dits.* — Nous avons désigné ainsi (**93**, *a*, *c*) des granules qui se trouvent surtout chez les Coccidies des Vertébrés supérieurs qu'on retrouve avec les mêmes caractères chez les Hémosporidies et les Gymnosporidies, et qui sont caractérisés par leur forme arrondie ; leur insolubilité dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, le sublimé, les acides dilués, etc.; leur neu-

tralité vis-à-vis de la lumière polarisée; leur affinité extrême pour les colorants nucléaires basiques : hématoxyline, violet de gentiane, induline, bleu de méthylène, kernschwarz et même safranine.

Ordinairement ils sont placés superficiellement côte à côte; parfois très gros, mais ordinairement moins considérables que les globules plastiques, ils sont d'autres fois très petits. Ils ne semblent pas exister chez les Coccidies des Poissons; par contre, ils sont très répandus chez les Coccidies des Mammifères et des Oiseaux. Leur affinité pour les colorants basiques les avait fait confondre par le docteur L. Pfeiffer (**91**) avec une prolifération superficielle de noyaux. A. Schneider montra (**92**) qu'il s'agissait en réalité de granules d'assimilation.

Ordinairement les granules plastiques sont ronds, rangés superficiellement et très régulièrement. Cependant, dans des stades jeunes de *Coccidium roscoviense* (chez *Charadrius cantianus*), nous avons pu voir des granules chromatoïdes non plus ronds, mais piriformes ou en forme de virgule; chez les jeunes *Pfeifferia Tritonis*, les granules chromatoïdes sont également de forme irrégulière et disposés en amas.

Nous avons vu que les granules plastiques, quand ils existaient, étaient répandus uniformément, bourrant tout le corps de la Coccidie; les granules chromatoïdes, parfois disséminés et rares, sont, dans d'autres cas, extrêmement abondants et pressés les uns contre les autres.

Nous avons dit que le docteur L. Pfeiffer avait pris ces granules pour des noyaux. Un auteur plus récent, J. Clarke (**95**), retombe dans la même erreur, sans avoir les mêmes circonstances atténuantes que le savant allemand. Il figure (pl. XXXI, fig. 14, 17, 18) des « peripheral particles of chromatin » reliés au centre par des tractus de linine, et au centre se trouverait la masse nucléaire. Les figures de l'auteur sont à peu près exactes, mais l'interprétation est erronée. Ses Coccidies sont des organismes subissant une dégénérescence spéciale. J'ai pu étudier chez *Diplospora* ces dégénérescences à l'état

frais et colorées. Les tractus de « linine » de Clarke sont des tractus cytoplasmiques ; la chromatine périphérique est formée par des granules chromatoïdes, et au centre persiste le noyau normal.

b. *Granules de Thélohan.* — Au contraire des précédents, les granules que Thélohan a décrits chez les Coccidies des Poissons ne sont pas colorables par l'hématoxyline et les colorants basiques. De plus ils sont irréguliers de forme et de taille très diverse. Tandis que les granules chromatoïdes sont tous de même taille chez une même Coccidie, chez *Crystallospora*, par exemple, on voit trois ou quatre granules, les uns très grands ayant 5 à 6 μ, les autres n'atteignant pas 1 μ.

J'ai pu étudier ces granules chez *Goussia lucida*, *G. variabilis*, *Crystallospora*. Si on fixe par l'alcool-éther, les granules se colorent par l'éosine très fortement ; ils se colorent en rouge par le picro-carmin, en jaune par l'aurantia. Ils sont incolores par l'acide osmique et se colorent en jaune brun par l'iode, mais sans présenter, avec l'acide sulfurique, la réaction glycogénique. Ils sont solubles dans les alcalis (ammoniaque, potasse).

c. *Granules de Schneider.* — Les granules de Thélohan se rapprochent beaucoup des granules que Schneider a décrits dans l'*Eimeria nepæ*, et qu'il rapproche des granules des jeunes œufs ovariens des Phalangides : taille 3 μ à 3 μ 5. Intacts par l'alcool absolu, l'éther, le chloroforme ; colorables par le picro-carmin comme des noyaux, mais devenant incolores par une action prolongée. Sans action sur la lumière polarisée.

d. *Granules métachromatoïdes.* — Nous devons signaler des granulations qui, chez *Pfeifferia Tritonis*, se colorent en rouge violet par le bleu de méthylène, se rapprochant des granules métachromatoïdes que nous avons déjà décrits chez les Hémosporidies (**94**).

e. *Granules des Bananella.* — Chez *Bananella Lacazei*, se trouvent des granules volumineux, ronds ou ovalaires, ayant 3 à 4 μ en nombre variable, mais assez considérable ; ces granules, chez certains exemplaires, sont purement hématoxylinophiles et ne se colorent pas par

les colorants acides, tandis que, chez d'autres individus (c'est le cas le plus fréquent), ils se colorent par l'éosine. Si l'on examine avec soin ces derniers, on remarque que chez beaucoup persiste, autour du granule, un cercle ou un anneau violet, parfois simple contour, parfois avec des épaississements formant un croissant ou des croissants à la périphérie du granule : le reste du granule se colorant en rose par l'éosine. Ces modifications se voient bien sur les coupes d'intestin de *Lithobius* colorées à l'hématoxyline-éosine.

Il ne serait pas impossible que tous ces granules chromatoïdes fussent des modifications de granules de coccidine, bien que l'ensemble de leurs réactions soit très différente.

NOYAU.

Bien que Kloss (**55**) eût déjà montré la présence du noyau chez les Coccidies, Leuckart (**79**) semble encore en douter ; Schneider (**75**) a eu le mérite d'observer d'une façon indiscutable l'existence d'un noyau véritable [1] chez les Coccidies et décrit (**81**), chez *Klossia Eberthi*, un nucleus sphérique, rempli de suc nucléaire et renfermant un gros nucléole ; ce nucléole est formé d'une couche corticale dense, striée, et d'une aire centrale ; il possède un canal micropylaire ; il y a souvent des nucléoles secondaires provenant d'un bourgeonnement du nucléole primaire, phénomène que l'auteur assure avoir suivi *de visu*. Il n'y a jamais de reticulum nucléaire.

Les nucléoles provenant du bourgeonnement (nucléolites) grossissent, acquièrent une couche corticale et deviennent des producteurs nouveaux. Schneider admet que, quand tous ces nucléolites sont de taille sensiblement égale, l'enveloppe du noyau se rompt et les nucléolites, mis en liberté, gagnent la superficie où ils se divisent activement, formant des « noyaux en bretelle » ou en « os de grenouille », qui deviennent les noyaux des spores. Jamais, « ni chez les Coccidies, ni chez les Grégarines, je n'ai pu apercevoir rien qui

[1] Dans son *Traité de Zoologie*, Périer parle encore de « l'absence du noyau chez les petites (?) Coccidies et les jeunes *Porospora gigantea* ». (p. 471).

ressemble à ce schéma de la constitution du nucleus des cellules animales ou végétales habituelles ». (Schneider, *loc. cit.*)

Mingazzini (**94**) a rectifié un certain nombre des erreurs de Schneider. Il constate que, chez les *Klossia Eberthi* (*Benedenia*) jeunes, le nucleus renferme, outre un liquide plus ou moins dense, un reticulum très fin, avec granules et points nodaux ; puis un nucléole très grand, bien colorable. « Il nucleo degli sporozoi non e affatto differente da quello dei Metazoi e che consta di membrana, liquido nucleare, reticolo e nucleolo (p. 152). » Il a bien vu que le nucléole subissait « una specie di decomposizione », une partie de la substance chromatique se dissolvant dans le suc nucléaire, l'autre partie constituant un très grand nombre de petits granules qui prennent naissance en partie du reticulum, en partie de la liquéfaction du grand nucléole ; la membrane nucléaire se rompt, la substance chromatique se résout en très petits granules ; il n'y a pas de karyokynèse, mais une division directe « per strozzamento ». Le nucléole doit être considéré comme « un serbatoïo di sostanza cromatica, che si distribuisce durante i fenomeni di sporulazione (*loc. cit.*, p. 38) ».

Wolters (**91**, p. 128) décrit le noyau de *Klossia helicis* comme un gros corps rond ou ovale, dont la substance chromatique s'est réfugiée dans le nucléole, très grand, à côté duquel sont de petites granulations, fortement colorables ; le noyau a toujours un contour irrégulier.

Schneider, dans ses derniers travaux, insiste sur ce que la chromatine est concentrée dans le nucléole (*Eimeria nepæ*). Le nucléole renfermerait (?) un cordon de chromatine déroulé ou condensé, parfois formé de « chromatosphérites écartés » sortant du nucléole. Le nucléole serait le vrai nucleus.

Dans un travail antérieur (**93**, p. 271), nous avions été conduit à adopter cette manière de voir chez *Coccidium Delagei*, et à penser que le nucléole serait le vrai noyau. Mais nos travaux sur les *Klossia*, en particulier, nous ont amené à modifier cette opinion. Le

nucléole, bien qu'étant une réserve chromatique à l'origine, n'est pas la seule partie chromatique du noyau, et le noyau des Coccidies est bien un noyau.

Une note récente (**95**, *a*) a indiqué la structure et les phénomènes nucléaires que nous allons étudier maintenant.

Noyau et évolution nucléaire chez *Klossia Eberthi*. — Nous étudierons tout d'abord le noyau des *Klossia* et son évolution, et nous étudierons ensuite le noyau des autres Coccidies.

Chez les jeunes *Klossia Eberthi*, le noyau, très grand, ovalaire ou arrondi, se compose des parties suivantes :

Une membrane nucléaire, affectant une forme régulièrement ronde ou ovalaire, mince ;

Un reticulum très fin, formé de granules achromatiques, de granules d'oxychromatine et de granules de chromatine, continuant le reticulum cytoplasmatique ;

Un gros karyosome.

La membrane nucléaire est assez mince, mais résistante et bien colorable. Sur des coupes fines, elle paraît percée de pores qui établissent la continuité entre la trame cellulaire et la trame nucléaire ; la continuité est telle que, dans les coupes minces, il est difficile de voir la limitation exacte du noyau autrement que par la coloration des petits granules de chromatine et par l'aspect de la trame nucléaire, qui est plus lâche que celle du cytoplasme et ne contient pas de granules de réserve.

Le reticulum est très fin, formé de granules achromatiques et de granules d'oxychromatine. Les mailles du reticulum délimitent des espaces occupés souvent par des granules achromatiques et, d'autres fois, par du suc nucléaire. La chromatine se présente dans ce reticulum sous l'aspect de granules très fins, dispersés de distance en distance ou formant des chaînes.

Enfin, en un point quelconque du noyau, au centre ou à la périphérie, se trouve un gros karyosome, compact, homogène, pouvant atteindre un tiers de la grandeur totale du noyau.

Telle est la structure du noyau d'une *Klossia* jeune.

Le karyoplasma se colore de la même façon que le cytoplasma ; mais, souvent, il renferme une grande proportion d'oxychromatine ; aussi présente-t-il une grande affinité pour la fuchsine, l'éosine, l'aurantia. Si l'on colore les coupes avec une solution de bleu de méthylène-éosine[1], on obtient, au centre d'un cytoplasma violet ou bleu, un karyoplasma rouge renfermant un karyosome bleu ou violet ; l'hématoxyline-fuchsine acide conduit au même résultat ; la solution Biondi-Heidenhain ne colore en bleu que le karyosome et colore le karyosome en rouge ou rouge orangé, ou même orange, suivant les proportions d'oxychromatine.

Au début donc, dans le noyau des *Klossia*, la chromatine est concentrée dans le karyosome, et ne se trouve dans le karyoplasme qu'à un état de division extrême, ce karyoplasme renfermant surtout de l'oxychromatine.

Le noyau des *Klossia* ne reste pas longtemps conforme à ce type primitif. A mesure que la Coccidie grandit, son noyau subit des modifications, qui ont été jusqu'ici confondues par tous les auteurs avec des phénomènes de division.

A. La première de ces modifications est *la dégénérescence, la fragmentation du karyosome en même temps que sa transformation en oxychromatine ; et le bourgeonnement de karyosomes primaires aux dépens du karyosome primitif.*

Le karyosome, formé d'abord d'une masse compacte sphérique de chromatine, s'accroît ; en même temps, il subit une transformation totale de sa substance, qui se montre formée d'aréoles très petites juxtaposées. Il ne cesse pas d'être fortement colorable par l'hématoxyline, le violet de gentiane et les colorants basiques ; puis la chromatine est refoulée à la périphérie. Il se délimite, au centre, une

[1] On fait une solution dans les proportions suivantes :

Bleu de méthylène. Sol. aq. conc	2 parties.
Éosine. Sol. aq. à 1 pour 100....................	3 —

On y place les coupes et on laisse environ douze heures à l'étuve (43° à 45°). Puis on passe aux alcools.

cavité centrale, qui est remplie par une substance aréolaire peu colorable, quoique pas absolument achromatique ; la paroi elle-même peut présenter plusieurs types de structure : ou bien elle se montre formée de stries radiantes, que Schneider avait déjà décrites ; ou bien, elle est formée de chromatine amorphe ; ou bien encore, il se délimite deux couches : une, interne, de chromatine amorphe ; l'autre, externe, plus épaisse, de chromatine à structure aréolaire.

A ce moment peut apparaître dans la masse aréolaire centrale une vacuole ronde ou ovalaire, qui augmente progressivement et refoule toute la substance aréolaire centrale ; dans l'intérieur de cette vacuole se montrent des produits de désassimilation, granules, bâtonnets semblables à des cristaux, etc.

A ce stade se présente souvent un « micropyle », déjà indiqué par Schneider.

En même temps se produit une transformation de la chromatine, qui ne se colore plus par l'hématoxyline, mais par la safranine, la fuchsine acide, l'éosine, et semble être, par conséquent, devenue de l'oxychromatine.



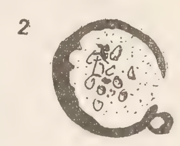


Fig. 1.
Karyosomes en voie de régression.

En résumé, le nucléole est devenu une sphère creuse d'oxychromatine, remplie de produits de désassimilation et pourvue d'un micropyle. Plus tard, la paroi du karyosome devient irrégulière, se déchiquette, puis la masse entière se fragmente ; les produits restent dans le noyau pendant un certain temps, et finissent par perdre la propriété de se colorer.

D'une façon concomitante avec cette dégénérescence du karyosome se produit, aux dépens de ce karyosome, un bourgeonnement qui conduit à la formation d'autres karyosomes, qui s'accroissent également et subissent les mêmes transformations que le karyosome initial. Ce bourgeonnement du karyosome primaire, vu par Schneider et Mingazzini, avait été pris par ces auteurs pour le prélude de la formation des spores. En réalité, il n'en est rien, et tous les phé-

nomènes que nous décrivons ici n'ont rien à voir avec la sporulation; ils se produisent pendant l'accroissement, chez toutes les *Klossia*, et sont des phénomènes *normaux.*

La plupart du temps, le bourgeonnement des karyosomes primaires se produit à l'intérieur de la sphère creuse, qui est le karyosome initial; on voit de petites sphères, la plupart du temps pourvues déjà d'une vacuole interne, qui prennent naissance sur les parois internes et finissent par sortir par le micropyle. Dans le karyoplasme, ils grandissent, acquièrent la même taille que le karyosome initial, se fragmentent après avoir eux-mêmes bourgeonné d'autres karyosomes et dégénèrent. On peut voir souvent sept, huit, ou même un plus grand nombre de ces karyosomes dans le noyau des *Klossia.* Parfois le bourgeonnement commence de bonne heure, alors que le karyosome initial n'est encore qu'une masse compacte de chromatine. Du reste, les phénomènes que nous venons de relater ne suivent pas toujours la même marche ; il y a de nombreuses différences de détail et les seules transformations à peu près constantes sont :

La transformation du karyosome compact en une sphère creuse pourvue d'une paroi de chromatine et d'une vacuole interne remplie de granules ou de produits de destruction ;

La transformation de la chromatine en oxychromatine ;

Le bourgeonnement d'autres karyosomes primaires aux dépens du karyosome initial ;

La dégénérescence fragmentaire et finalement la dissolution des karyosomes primaires dans l'enchyléma.

Tous ces phénomènes se produisent dans le noyau pendant l'accroissement de la Coccidie.

B. Quelles sont les transformations du noyau pendant cette chromatolyse du karyosome ?

Il en est deux tout à fait générales :

Disparition du réseau de chromatine des jeunes stades ;

Irrégularité de la membrane nucléaire.

Le réseau de chromatine des jeunes stades d'abord très net, disparaît, le corps nucléaire prend une coloration plus ou moins homogène et il semble y avoir prédominance du suc nucléaire au détriment des éléments figurés.

En même temps, et concurremment avec les phénomènes suivants, dont nous allons parler maintenant, le noyau devient irrégulier, prend une forme étoilée ou irrégulière, qu'on pourrait assimiler aux noyaux irréguliers des Grégarines[1].

C. Mais la série de phénomènes intranucléaires n'est pas bornée à ceux qui viennent d'être décrits.

Tandis que dégénèrent les karyosomes primaires, apparaissent sur les bords de la membrane nucléaire, qui est irrégulière et souvent comme déchiquetée, d'autres karyosomes, que nous nommerons *karyosomes secondaires;* ceux-ci sont petits, régulièrement arrondis, mesurent de 1 à 6 μ et sont absolument *basophiles.* Leur substance compacte se colore violemment par l'hématoxyline, et ils sont appliqués étroitement contre la membrane nucléaire.

En même temps, dans le corps même du noyau, apparaissent de très fines fibrilles de chromatine, pelotonnées, formant des files de granulations d'une délicatesse extrême, et, par suite, difficilement colorables. Ces fibrilles sont surtout nombreuses au centre du noyau, mais arrivent cependant jusqu'aux karyosomes secondaires, qui semblent être intrafibrillaires.

D. C'est lorsque le noyau est ainsi constitué qu'apparaissent les phénomènes que je nommerai *prémitotiques.*

A ce stade, le noyau est très irrégulier de forme, sa membrane est irrégulière et déchiquetée ; appliqués contre cette membrane sont les karyosomes secondaires, fortement basophiles ; à l'intérieur du noyau sont de fins pelotons chromatiques, et, épars dans le noyau, se trouvent des débris de karyosomes primaires plus ou moins dégénérés.

[1] On ne saurait trop remarquer l'analogie de ces processus avec ceux observés par Minchin dans les Grégarines des Holothuries; Bosanquet, dans les Monocystidées du Lombric.

Les phénomènes prémitotiques consistent dans ce fait que la membrane nucléaire se rompt, une partie des éléments nucléaires (enchyléma et karyosomes secondaires) émigrent à la périphérie de la Coccidie, où ils forment une masse colorable plus ou moins irrégulière, s'infiltrant dans les mailles du cytoplasme; tandis qu'au centre persiste une masse ronde ou ovoïde, à peine colorable, renfermant de nombreuses granulations, chromatine et hyalosome, entourée d'une zone étoilée d'enchyléma amorphe.

Nous reviendrons sur ces phénomènes à propos de la sporulation (p. 598).

E. Mais il nous faut voir quel sens il faut attribuer à cette structure de noyau et à ces phénomènes intranucléaires du noyau de *Klossia Eberthi*.

Tout d'abord, on peut considérer quelle ressemblance étrange existe entre les phénomènes nucléaires et les diverses structures nucléaires que nous venons d'étudier, avec celles qui se présentent dans l'œuf ovarien de nombreux animaux.

Voici Born[1], qui, dans la tache germinative de l'œuf ovarien du Triton, constate de même la position et la nature de « petits nucléoles » basophiles, étroitement appliqués contre la membrane, le mélange de la chromatine au suc nucléaire pendant la période d'accroissement de l'œuf; puis, plus tard, la formation de très délicats pelotons fibrillaires de chromatine au centre de l'œuf.

Brauer[1], chez l'Hydre, constate de même l'irrégularité de la vésicule germinative, précédant la rupture et la dissolution de la membrane dans le plasma ; la fragmentation du grand nucléole ; l'apparition de nombreux petits nucléoles au voisinage de la membrane ; le peu de netteté du réseau chromatique fibrillaire.

On pourrait citer, comme offrant les mêmes caractères, les vési-

[1] Born (G.), *Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton tæniatus* (*Arch. f. mikr. Anat.*, vol. LXIII, p. 1-79, pl. I-IV).

[2] Brauer (A.), *Ueber die Entwicklung von Hydra* (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. LII, 1891, p. 169-217, pl. IX-XII).

cules germinatives des œufs de Poissons et de Reptiles (Rauber); celles des œufs d'Insectes et de Phalangides (Henking), et bien d'autres.

Il suffit, du reste, de comparer les figures de Born, Brauer, Henking, etc., avec les nôtres, pour se convaincre de la similitude des transformations nucléaires.

Nous verrons plus loin que cette similitude s'étend jusqu'aux phénomènes prémitotiques et mitotiques ; nous pourrons même prononcer le mot d'*homologie cytologique;* et nous pouvons comprendre les anciens auteurs (Leuckart, Schneider), qui, frappés de la ressemblance des Coccidies avec les œufs des Métazoaires, avaient dénommé ces parasites *Psorospermies oviformes*[1].

Que faut-il penser de toutes ces transformations, de ces bourgeonnements, de ces régressions nucléolaires, de tous ces phénomènes si complexes, qui s'élaborent dans les noyaux du *Klossia* et ont pour siège principal le nucléole, c'est-à-dire le karyosome primaire ?

Pour Hæcker[2], le nucléole est l'appareil excréteur de la cellule; ou plutôt les nucléoles sont les excreta de la cellule ; ce sont des matières de *rebut,* d'où leur élimination au moment de la mitose. De l'étude des œufs de Vertébrés, de Copépodes, d'Échinodermes, Hæcker déduit la présence, dans le nucléole principal, de petites vacuoles et d'une grosse vacuole, qui, chez les Échinides en particulier, joue le rôle d'un organe pulsatile et contient peut-être une sorte d'enzyme ; il assimile même cette vacuole avec la vésicule pulsatile des Protozoaires. Les nucléoles secondaires sont des corps inorganiques, des excreta du nucléole central.

Tout autre est la théorie de Rhumbler[3]. Le nucléole des proto-

[1] Voir, sur ce sujet, SCHNEIDER (**81**), article *Cyclospora*.

[2] HAECKER, *Das Keimbläschen, seine Elemente, und Lageveränderungen. II. Uber die Funktion der Hauptnukleolus und über das aufsteigendes Keimbläschen* (*Arch. f. Mikr. Anat.*, t. XLII, 1893, p. 279-318, pl. XIX-XX).

[3] RHUMBLER (L.), *Uber Entstehung und Bedentung der in den Kernen vieler Protozoen und im Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper* (*nukleolen*) ;

zoaires et des vésicules germinatives est une réserve nutritive (*Reservestoff*). C'est un simple matériel de réserve, qu'il nomme *Binnenkörper*, qu'il faut différencier des vrais nucléoles. L'auteur donne, du reste, les figures de Schneider sur le bourgeonnement nucléolaire chez *Klossia Eberthi.*

Je crois qu'en considérant l'exposé des phénomènes nucléaires des *Klossia*, il est possible de les interpréter, sans adopter les idées vraies, mais trop absolues de Hæcker ou de Rhumbler.

Il faut noter que le karyosome unique, initial, est évidemment, au début, une réserve de chromatine, et, en grandissant, il absorbe certainement toute la chromatine du noyau, puisque le réseau chromatique disparaît pendant sa croissance. Mais cette réserve chromatique accumulée ne doit pas servir intégralement à la division ou à la sporulation, et la régression microchimique qui se produit, le bourgeonnement, la fragmentation en petits karyosomes qui se dissolvent dans l'enchylema, l'indiquent bien.

La chromatine vraie, celle qui doit fournir les chromosomes de la division, réapparaît sous la forme de karyosomes secondaires et de pelotons fibrillaires ; mais tous les karyosomes primaires, à ce stade, ne sont plus que des excreta, des substances de rebut, que nous verrons plus tard éliminer avant la mitose.

En résumé, il faut peut-être considérer le karyosome des *Klossia* comme une sorte d'organoïde, qui, au début, n'est qu'une réserve de chromatine, mais qui s'accroît peu à peu de tous les éléments excrétoires du noyau. En s'accroissant, il bourgeonne continuellement d'autres karyosomes, qui jouent le même rôle et se dissolvent ensuite, pour la plupart, dans le suc nucléaire. La réapparition de la chromatine figurée (karyosomes secondaires, pelotons fibrillaires) précède la rupture de la membrane nucléaire, cette rupture, ainsi que la réduction chromatique, ayant pour but l'épuration du noyau [1].

Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, t. LVI, 1893, p. 328-364. pl. XVIII).

[1] Mingazzini (**94**) considère tout autrement le nucléole : « Il nucleolo, si può

NOYAU ET ÉVOLUTION NUCLÉAIRE CHEZ LES POLYPLASTIDÉES. — Cette structure et ces modifications nucléaires, que j'ai étudiées surtout chez *Klossia Eberthi*, se retrouvent chez les autres Polyplastidées digéniques.

Chez *Klossia helicis*, j'ai pu vérifier, après Wolters (**91**), la structure du noyau jeune [1], analogue à celle de *Klossia Eberthi*. La dégénérescence nucléolaire, l'apparition des karyosomes secondaires, l'irrégularité de la membrane nucléaire, ont de même été constatées.

Chez les *Minchinia*, j'ai pu constater les mêmes phénomènes; chez ceux-ci, par la méthode de Benda, le karyosome primaire se colore violemment en rouge par la safranine, tandis que le lichtgrün colore le reste du noyau en bleu ; à un stade plus avancé, on voit le noyau devenir déchiqueté, le karyosome se fragmenter et apparaître les karyosomes secondaires.

L'évolution nucléaire et la structure du noyau sont donc les mêmes chez toutes les Coccidies polyplastidées digéniques et paraissent se rapprocher des proliférations nucléolaires que Marshall [2] a décrites, chez les Grégarines, comme une division du noyau par morcellement de la chromatine.

Chez les Polyplastidées monogéniques, en particulier chez les *Pfeifferia*, le noyau est très petit relativement à la masse totale de la Coccidie ; cependant, chez *Pfeifferia gigantea* et *Pfeifferia Tritonis*, on peut voir que le schéma nucléaire est encore le même : il y a un réseau nucléaire avec un gros karyosome. Plus tard, la chroma-

considerare un serbatoio di sostanza cromatica, che si distribuisce durante i fenomeni di sporulazione (p. 38). » Cet auteur a bien constaté la vacuolisation et la fragmentation du nucléole, mais n'ayant pas trouvé de mitoses, il a interprété les phénomènes intranucléaires prémitotiques comme étant le prodrome de la sporulation même.

[1] Voir WOLTERS, pl. VII, fig. 8, 13, 14, 16, 18.

[2] MARSHALL (W.-S.), *Beiträge zur Kenntniss der Gregarinen* (*Arch. . Naturg.*, LIX, p. 25-45, pl. II, 1893). — Voir aussi les travaux de MINCHIN (*Quart. Journ. Micr. sc.*, vol. XXXIV, p. 279-310) et de BOSANQUET (Même recueil, XXXIX, p. 421-433, 1894).

tine se dissout dans le suc nucléaire et le karyosome dégénère en bourgeonnant des nucléoles secondaires, tandis que la membrane devient irrégulière.

La figure 16 de la planche XIV montre un noyau de *Pfeifferia gigantea* dans lequel se trouvent les parties suivantes : une membrane régulièrement arrondie ; à l'intérieur, un gros corps arrondi qui semble être le noyau vrai, mais qui est plutôt le karyosome initial, dont presque toute la chromatine s'est réfugiée en une masse de chromatine amorphe ; le reste du karyosome montre une sorte de reticulum chromatique. Entre le karyosome et la membrane, il n'y a que de l'enchylema : je pense qu'il s'agit encore là d'un karyosome dont la régression serait un peu anormale.

Noyau des coccidies oligoplastidées. — Chez celles-ci, le noyau est très petit et ne prête guère à des études cytologiques. Cependant, chez divers *Coccidium*, chez *Diplospora* et chez *Bananella*, on peut encore reconnaître un karyosome bourgeonnant des karyosomes secondaires, l'irrégularité de la membrane, et même, dans quelques cas (*Coccidium roscoviense*), j'ai pu suivre la vacuolisation du karyosome, en tout comparable à celle du nucléole des Polyplastidées, et même l'apparition contre la membrane, des karyosomes secondaires.

En résumé, chez toutes les Coccidies, le noyau originairement normal [1], c'est-à-dire constitué par un reticulum chromatique et un gros karyosome (nucléole chromatique), subit les mêmes transformations au cours du développement : ces transformations sont le bourgeonnement des karyosomes primaires aux dépens du karyosome initial, qui s'accroît beaucoup ; la régression microchimique de ces karyosomes, qui se dissolvent dans l'enchylema ; l'apparition de karyosomes secondaires formés de chromatine pure, tandis que la membrane nucléaire devient irrégulière et que reparaissent les fibrilles chromatiques qui avaient disparu pendant l'accroissement des karyosomes primaires.

Mais tandis que chez les Polyplastidées, qui doivent fournir une

très grande quantité d'archéspores, le noyau est très grand (dépasse souvent 60 μ) par rapport au plasma, chez les Oligoplastidées, qui fournissent très peu d'archéspores, le noyau reste petit.

Nous étudierons plus loin comment un tel noyau peut dériver du noyau simple du sporozoïte.

CENTROSOME.

Le centrosome n'avait été vu jusqu'ici chez aucune Coccidie ; j'ai pu reconnaître sa présence à l'état de repos chez quelques espèces de grande taille : *Klossia Eberthi*, *Bananella Lacazei* et *Pfeifferia gigantea*. Il se présente sous l'aspect d'un ou deux corpuscules se colorant fortement par les réactifs nucléaires, placés dans une aire claire à côté du noyau : l'ensemble constitue un *microcentre*, mais je n'ai pu observer de radiations cytoplasmiques autour de ce microcentre, en dehors des figures mitotiques.

CAPSULE.

La *capsule*, c'est-à-dire l'enveloppe qui protège toute Coccidie adulte, commence à apparaître lorsque celle-ci a atteint une taille suffisante. Chez les Polyplastidées, la capsule apparaît avant que la Coccidie ait atteint son maximum de développement ; chez les Oligoplastidées, il n'en est pas de même, et la Coccidie ne s'accroît plus lorsque sa capsule s'est développée : la capsule commence à apparaître à la périphérie de la jeune Coccidie comme un très fin liséré, qui s'épaissit par places et finit par avoir un accroissement uniforme. La croissance de la capsule est concomitante avec le retrait de la masse plasmique, qui se concentre plus ou moins au centre de cette capsule.

La substance de la capsule ne présente pas les réactions de la cellulose. Elle ne donne pas de coloration bleue par l'action de la solution classique (iode, iodure de potassium et acide sulfurique), non plus que par l'action de l'iode et du chlorure de zinc.

L'iode colore seulement la capsule en jaune ou en jaune brun.

La caractéristique de la capsule est sa grande résistance aux acides : acides chlorhydrique, sulfurique, nitrique ; eau de Javel, potasse, etc. Ces derniers réactifs, agissant à la longue, ramollissent cependant la capsule et la déforment, mais sans la dissoudre.

Les réactifs colorants basiques la colorent fortement, surtout l'hématoxyline, le bleu de méthylène, même lorsqu'ils sont combinés à d'autres substances colorantes. La safranine la colore en jaune orangé.

Les réactions de la capsule des Coccidies la rapprochent plus de la chitine que de la cellulose ; il faut cependant noter que, chez les Chytridinées et les Champignons inférieurs, la « Pilzcellulose » ne présente plus les réactions de la cellulose vraie [1] et se comporte comme la capsule des Coccidies.

Les anciens auteurs ont décrit des *micropyles :* il n'y a pas, dans les kystes de Coccidies, de micropyles au sens propre du mot, c'est-à-dire d'ouvertures faisant communiquer l'intérieur du kyste avec le milieu extérieur. Il y a seulement dans beaucoup de cas, et cela sans aucune règle, des points de *moindre résistance* par où peut se faire la déhiscence et par où peut s'opérer la sortie des spores : ce sont de simples amincissements de la membrane capsulaire : ces *pseudo-micropyles*, sans doute destinés plus tard à devenir de vrais micropyles, apparaissent parfois chez les *Diplospora*. Chez les *Coccidium* à développement exogène, la capsule prend souvent une forme piriforme, et le micropyle se trouve à l'extrémité (pl. XVII, fig. 18, *C. roscoviense*). Il n'y a pas de micropyles chez les Polyplastidées et les Coccidies qui sont toute leur vie intracellulaires.

Dans quelques cas, le kyste peut avoir une double capsule. Outre la capsule interne, résistante, il y a une deuxième enveloppe, mince, qui enveloppe le corps protoplasmique.

[1] D'après Gilson (*la Cellule*, vol. XI, 1895, p. 7-15), il n'y aurait même plus de cellulose dans les Champignons, mais la membrane cellulaire serait formée d'une substance spéciale, la *mycosine*.

Cette deuxième enveloppe, décrite par Eimer dans l'*Eimeria falciformis*, existe chez beaucoup de Polyplastidées digéniques et monogéniques. On n'en trouve jamais chez les Oligoplastidées.

La forme et l'épaisseur de la capsule sont très variables. La capsule, très mince chez les espèces toute leur vie intracellulaires, devient très épaisse chez les Coccidies à développement exogène.

RELATIONS DU PLASMA ET DE LA CAPSULE.

Nous avons dit que, dès le premier moment de la formation de la capsule, le plasma se rétractait au centre de cette capsule.

Chez les Polyplastidées, cette rétraction est souvent peu considérable, et il y a peu de distance entre le plasma et la capsule.

Il n'en est pas de même chez les Oligoplastidées. Ici le plasma se rétracte au centre de la capsule, si bien qu'il y a souvent un intervalle considérable ; il est des Coccidies (*Diplospora*, *Coccidium*) chez lesquelles la capsule mesurant 25 μ de diamètre longitudinal, le plasma n'occupe que 14 ou 15 μ. Dans ce cas, le plasma prend d'ordinaire une forme régulièrement arrondie, sans se soucier de la forme de la capsule. Il est des cas dans lesquels le plasma prend une place déterminée dans la capsule : telle cette Coccidie du *Lamna cornubica* (pl. XVII, fig. 4), qui occupe toujours l'un des pôles dans sa capsule cylindroïde, et ne mesure guère qu'une trentaine de μ de diamètre dans une capsule longue de 70 μ.

Entre le plasma et la capsule se trouve interposé un liquide, dont la couleur blanchâtre particulière tranche parfaitement ; mais je ne puis apporter aucun fait sur la nature de ce liquide. J'ai pu seulement le constater chez *Coccidium Delagei*, *C. proprium*, *C. tenellum* et quelques Coccidies piscicoles. Il est possible qu'il existe chez d'autres Coccidies. Ce liquide doit avoir une certaine importance dans la mécanique de la sporulation.

TROISIÈME PARTIE.

PHYSIOLOGIE ET REPRODUCTION DES COCCIDIES.

Le sporozoïte, mis en liberté, pénètre dans une cellule. Il s'arrondit, forme une Coccidie sphérique, qui se nourrit aux dépens de la cellule hôte, puis s'encapsule et se reproduit par sporulation donnant indirectement ou directement d'autres sporozoïtes. Nous aurons donc à étudier successivement la pénétration du sporozoïte ; sa transformation en Coccidie ; la physiologie de cette Coccidie (accroissement et nutrition); l'encapsulation et enfin la reproduction, soit par division intracellulaire, soit par sporulation.

PÉNÉTRATION DU SPOROZOITE.

Le sporozoïte, libre dans l'intestin de l'hôte par la déhiscence de la spore qui le contient, pénètre dans un épithélium ; il y pénètre en perçant le plateau cuticulaire, soit au niveau d'une cellule, soit dans l'intervalle de deux cellules, à l'aide de son extrémité antérieure très effilée.

Un premier fait doit être établi : le sporozoïte *ne pénètre nullement l'épithélium à l'état amœboïde*, comme le croyaient les anciens auteurs, mais il y pénètre sans changer aucunement sa forme et ce n'est que consécutivement à la pénétration qu'il s'arrondit et devient « une psorospermie oviforme », ronde ou ovoïde. De nombreuses préparations nous ont rendu compte de ce fait, que le sporozoïte *pénètre dans la cellule à l'état de sporozoïte*. La figure 38 de la planche XVIII représente des sporozoïtes de *Pfeifferia Tritonis* ayant pénétré dans l'épithélium de *Triton cristatus*. Nous en voyons aussi planche XII, fig. 1, et planche XIII, fig. 12. Les faits observés par les anciens auteurs, notamment Eimer, ne sont pourtant pas inexacts. Les sporozoïtes observés vivants sous le microscope, au bout d'un certain temps, peuvent présenter des mouvements amœboïdes, mais ce sont là des déformations agoniques qui n'ont rien à voir avec les phéno-

mènes normaux. *Je n'ai jamais observé, à aucun stade, de phase amœboïde normale, dans le cycle d'une Coccidie.*

On peut se demander maintenant en vertu de quelle attraction un sporozoïte pénètre dans une cellule déterminée. Les infections expérimentales nous prouvent que des sporozoïtes d'une Coccidie ne pénètrent jamais que dans une même sorte de cellule du même animal. Si ces sporozoïtes se trouvent dans un autre organe du même animal, ou dans le même organe d'un autre animal, ils meurent ou sont évacués. Il y a donc (nous insisterons plus loin sur ce fait) *une immunité spéciale de l'hôte, déterminée par la spécificité du parasite.*

Nous avions déjà établi cette proposition pour les Hémosporidies et les Gymnosporidies (**94**). Nous avions de plus déterminé quelques substances exerçant une attraction chimio-tactique sur les *Drepanidium* : l'hémoglobine était une de ces substances. Nous avions vu également que le tigmotropisme, pour les *Drepanidium*, existait assez fortement, que ces hémosporidies pouvaient traverser les globules ou les éviter.

Nous sommes certains que la pénétration des sporozoïtes dans les épithéliums est due à une attraction chimio-tactique énergique.

Voici un fait intéressant :

Dans une préparation fraîche du contenu intestinal d'un Triton, se trouvaient des cellules épithéliales dissociées, des globules sanguins, des leucocytes et de très nombreux sporozoïtes de *Pfeifferia Tritonis*. Ceux-ci erraient dans la préparation avec ces mouvements hélicoïdaux si particuliers à ces organismes. Je pus en observer qui, rencontrant des cellules épithéliales flottant dans le liquide intestinal, pénétrèrent dans l'intérieur de ces cellules, entre le noyau et la cuticule et y devinrent soudain immobiles ; d'autres se bornaient à traverser ces cellules. Leur manège était exactement celui des *Drepanidium* ou des *Karyolysus* pénétrant dans une hématie de Grenouille ou de Lézard. Mais voici un fait plus intéressant : certains, rencontrant des globules sanguins, les perçaient, les traversaient à la façon des *Drepanidium*, sans toutefois s'y arrêter.

Je fis alors la contre-partie de cette observation et fis parvenir des sporozoïtes de *Pfeifferia Tritonis* dans une dissociation de cellules et d'hématies de *Rana esculenta*. Je ne pus observer aucun des phénomènes précédents et les sporozoïtes, au contraire, vécurent peu de temps.

Je me borne à citer ces observations. Il y a évidemment dans le fait de la pénétration *un complexe de forces cytotropiques et chimiotropiques en même temps qu'une nécessité vitale*. Cette nécessité vitale n'est pas seulement la nécessité de l'évolution qui *doit* avoir lieu dans la cellule ; c'est aussi la nécessité d'échapper à l'action toxique des sucs digestifs ou des humeurs organiques, où les hasards de l'infection l'ont amené. Le sporozoïte qui n'a pu rencontrer la cellule-hôte qu'il doit habiter n'éprouve pas d'attraction parasitaire pour d'autres cellules, et par suite meurt fatalement. Il y a donc, pour que l'infection ait lieu, trois conditions :

1° Que le sporozoïte soit mis en présence d'une cellule déterminée par les conditions de l'infection ;

2° Qu'il pénètre dans cette cellule ;

3° Qu'il s'y développe.

Dans la partie biologique, nous étudierons plus spécialement ces questions.

ACCROISSEMENT ET NUTRITION.

Le parasite se place entre le noyau cellulaire et le plateau de la cellule ; son protoplasme, d'abord finement granuleux, se charge de matières de réserve, et il grandit rapidement.

Comment se fait cet accroissement et comment se fait la nutrition du parasite ? C'est là une question des plus complexes, et qui est d'autant plus difficile à résoudre que, dans l'état actuel de la science, les idées sur la nutrition de la cellule offrent encore une large part aux hypothèses et aux théories.

Il paraît évident que le parasite extrait de la cellule-hôte toutes les substances nécessaires, les trie, les assimile, les transforme soit

en cytoplasme différencié, soit en matériaux de réserve (granules plastiques, etc.). Mais ces substances mêmes sont-elles simplement des substances d'assimilation de la cellule-hôte ou bien est-ce le protoplasme même de la cellule-hôte qui sert à la nutrition du parasite ?

La seconde opinion est celle qui est universellement adoptée : le parasite *mangerait* véritablement la cellule, d'où les noms de *cytophages*, *karyophages*, *monophages*, *polyphages*, etc., qui encombrent la littérature. Mais cette opinion ne paraît pas soutenable, car le cytoplasme de la cellule-hôte n'est aucunement modifié par la présence du parasite, et l'on voit très bien que le parasite s'accroît sans lui porter préjudice, le refoulant mécaniquement.

J'ai souvent pensé que, peut-être, il y avait communication directe secondaire entre le cytoplasme cellulaire et celui du parasite ; chez les très jeunes stades, le parasite n'est séparé du protoplasme-hôte que par une mince couche plus pâle de protoplasme, dans laquelle il semble que l'on voit des traînées ou des radiations cytoplasmiques à l'entour de la membrane ; mais je n'ai pu établir avec certitude que les radiations cytoplasmiques de la cellule fussent en continuité avec le plasma du parasite, à travers la membrane, et très rapidement du reste, le parasite s'entoure d'une vacuole qui ne permet plus de communication entre les deux cellules.

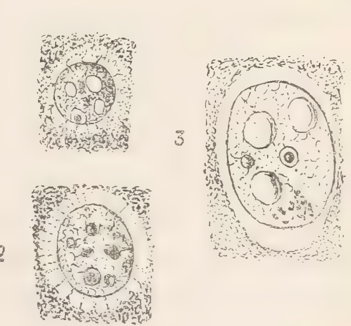


Fig. 2.
Stades jeunes de *Pfeifferia Tritonis*.

Il semble donc bien que le parasite *puise par osmose dans la cellule-hôte les substances nécessaires à son accroissement.*

Ces substances ne seraient pas le cytoplasme même de la cellule-hôte ; il faut donc les chercher dans les substances nutritives qui servent à la cellule. Mais là encore, nous nous heurtons à de grosses difficultés.

Supposons une cellule absorbant par dialyse ou de toute autre

façon une substance nutritive liquide N. Comment se comporte-t-elle dans la cellule ? Si l'on suit les idées de *Delage*[1], « la nutrition cellulaire doit se comprendre comme une succession graduée de triage par osmose, et de modifications chimiques par double réaction qui approchent progressivement la constitution du suc nutritif de celle des diverses parties qu'il doit nourrir, jusqu'à l'amener à l'identité (p. 63) ». L'assimilation cellulaire se fait donc par « un processus d'approximations progressives (p. 756) » et la substance N doit être très voisine des substances cytoplasmiques internes.

Cette substance N donnera une certaine quantité de cytoplasme C et une certaine substance N_1, qui ne sera pas employée.

Puisque le parasite ne se nourrit pas du cytoplasme C, il devra absorber par osmose une certaine partie de la substance N. Mais comme sa constitution cytoplasmique est différente de celle de la cellule, il ne pourra absorber qu'une substance N_2, empruntée à la fois à N et à N_1 [2], qui sera aussi proche que possible de sa constitution cytoplasmique.

Cette substance N_2 se divisera alors en trois parts : l'une, A, qui servira à l'accroissement du parasite ; l'autre, R, qui formera les matières de réserve ; une troisième, E, qui sera les excreta du parasite.

Il résulte de cette explication que l'élément appelé à péricliter est le noyau de la cellule-hôte et non la cellule elle-même, puisque les éléments qui auraient servi à nourrir le noyau sont en partie accaparés par le parasite ; l'expérience vérifie la réalité de ce fait.

Je n'ai pas la prétention de donner cette explication de la nutrition du parasite comme réelle ; les réactions qui se passent sont certainement beaucoup plus compliquées, et je n'ai voulu donner qu'une tentative d'explication, qui m'a paru se rapprocher autant que possible des faits observés.

[1] Delage (Yves), *la Structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de biologie générale*, Paris, 1895.

[2] Si l'on suit les idées de Gaule, et en particulier son *Principe d'économie cellulaire*, on peut penser que la substance N_1, non utilisée par la cellule, doit l'être par le parasite (Gaule, *Der Oekus der Zellen* [*Beiträge f. Physiol.*, 1887, p. 132]).

Nous pouvons maintenant étudier les trois éléments A, R et E.

La substance A est l'élément d'accroissement cytoplasmique.

La substance R est représentée par les matériaux de réserve et de sécrétion, produit du travail de la cellule parasitaire.

Nous avons déjà étudié ces matériaux sous le nom de *granules de réserve*. Les granules plastiques sont les plus importants. Nous avons vu que leurs réactions les rapprochaient des substances albuminoïdes. Mais on peut modifier leur nature.

Voici une expérience qui le prouve :

Expérience A[1]. — Une quinzaine de *Cottus* (*C. bubalis* et *C. scorpio*) sont soumis au jeûne pendant environ quinze jours. Ces Poissons étaient infestés de *Coccidium variabile* Thélohan. D'autres *Cottus*, également infestés, sont placés dans un autre bac et nourris abondamment. Une dizaine des premiers *Cottus* furent ouverts au bout de quinze jours. Soumis à divers réactifs, les jeunes Coccidies intracellulaires montrèrent une réaction particulière. Sous l'action de l'iode, les granules plastiques prirent une coloration rouge brun ou plutôt brun-acajou caractéristique ; en ajoutant de l'acide sulfurique dilué, on obtient une coloration violacée. On sait que cette réaction est caractéristique du glycogène ; les granules n'avaient subi aucune modification de forme ni de taille.

Les Cottes placés comme témoins ayant été ouverts, les Coccidies ne présentaient que les réactions ordinaires, c'est-à-dire la coloration en jaune des granules plastiques par l'iode.

Expérience B. — Plusieurs *Triton cristatus*, infestés de *Coccidium proprium* et de *Pfeifferia Tritonis*, sont soumis au jeûne pendant environ quinze jours. A l'autopsie, les Coccidies présentent les mêmes réactions de leurs granules plastiques. Les individus témoins présentent les réactions normales.

Voici donc un fait intéressant : les granules d'assimilation, sous l'influence directe ou indirecte du jeûne subi par l'hôte, ont subi

[1] Ces expériences ont été faites au laboratoire de Roscoff.

une transformation; ces granules albuminoïdes se sont transformés en une substance, qui est peut-être du paraglycogène, voisin de la substance décrite par Bütschli chez les Grégarines (*Zooamylum*, de Maupas). Deux hypothèses se présentent :

Ou bien les granules plastiques se transforment directement sans changer de forme ni de taille en granules de paraglycogène;

Ou bien les granules plastiques se chargent de glycogène, comme les leucites des plantes de chlorophylle.

Les granules de *coccidine*, ces substances de réserve, dont les caractères nous paraissaient d'une fixité si grande, peuvent en tout cas se transformer en une substance paraglycogénique, peut-être par simple dédoublement.

Un tel fait n'est pas pour nous surprendre après les travaux de Danilewsky et de Gautier sur les albumines. Par suite d'hydratations successives et régulières, la molécule albuminoïde peut se désagréger ; les albuminoïdes absorbés par la cellule ont une très grande aptitude à se dédoubler en peptones ou hydrates de carbone. « Il est très probable, dit Gautier, que sous certaines influences, certaines albumines subissent des changements isomériques ou moléculaires dans des cas pathologiques. »

Je ne parle que pour mémoire des graisses, matières huileuses [1], granules de toutes sortes, pigments [2], qu'on trouve chez les Coccidies, en ayant déjà parlé dans la première partie de ce mémoire.

Reste à parler de la substance E :

Chez les Chytridinées, nous avons des excreta matériellement visibles; mais, chez les Sporozoaires, il n'en est pas de même. Il semble possible, cependant, que les pigments qu'on rencontre parfois chez certaines Coccidies soient des produits de cette nature, puisqu'ils restent dans le reliquat. Mais nous pouvons insister ici

[1] J'ai déjà signalé la présence de gouttelettes huileuses et de glycogène chez d'autres Sporozoaires (*Dactylosoma*, *Drepanidium*, *Karyolysus*).

[2] La mélanine des Gymnosporidies du sang rentre dans ce cadre.

sur le rôle que joue le noyau chez les Coccidies. Nous ne pouvons adopter complètement les idées de Hæcker, dont nous avons parlé à propos du noyau ; mais, cependant, l'étude de l'évolution nucléaire et des phénomènes karyolytiques qui se passent dans le noyau semble indiquer la grande part prise par le noyau dans l'excrétion.

ENCAPSULATION.

Nous ne parlons que pour mémoire de la sécrétion de la capsule, bien qu'elle rentre dans la physiologie cellulaire en tant que phénomène de sécrétion.

Arrivé à un certain stade, le parasite s'entoure d'une capsule dont nous avons étudié plus haut la formation et les réactions.

L'encapsulation, qui se produit toujours au même moment chez les Oligoplastidées, qui peut se produire plus ou moins tôt dans la vie de la Coccidie chez les Polyplastidées, est une simple mesure de protection précédant la sporulation. Dès que la Coccidie est abritée par une capsule, elle perd toute relation avec les tissus de l'hôte, elle se nourrit et s'accroît parfois encore aux dépens de ses matières de réserve ; mais, en général, la division du noyau et la sporulation ne tardent pas à se produire, et peut-être la théorie de Orr, qui veut voir dans des phénomènes asphyxiques la cause première de la division du noyau est-elle, en effet, une explication ou plutôt une des explications.

MORT.

Lorsque l'hôte meurt, le parasite meurt. C'est là un fait très caractéristique. Lorsqu'on observe les Coccidies, même enkystées, dans un animal mort depuis quelques heures, on observe que leur plasma est en dégénérescence ; j'ai pu facilement employer, à cet égard, la coloration de Rhumbler (vert de méthyle et éosine dans l'alcool à 90 degrés). Les Coccidies se colorent bien dans ce cas par le vert de méthyle.

Si l'on place, d'autre part, des kystes de Coccidies vivantes dans des sucs digestifs où sont d'autres Coccidies mortes, les premières ne sont nullement attaquées, les secondes sont entièrement dissoutes, sauf la cuticule. Il est intéressant de constater que Frenzel [1] est arrivé au même résultat avec des parasites bien différents, des Nématodes, qui sont pourvus, eux aussi, d'une enveloppe chitineuse très forte. Ce résultat a porté Frenzel à admettre la présence d'un *antienzyme*, qui serait sécrété par les parasites intestinaux, aussi bien que par les cellules intestinales.

Les Coccidies mortes sont évidemment digérées par les sucs digestifs. Mais la mort, qui survient après la mort de l'hôte, est-elle produite par les substances toxiques ou nécrotiques, ou bien une simple conséquence de la cessation des relations physiologiques avec la cellule-hôte ? La première opinion semble admissible, puisque, dans ce cas, les Coccidies meurent, qu'elles soient encore intracellulaires ou bien qu'elles soient déjà enveloppées d'une capsule protectrice et libres dans la cavité intestinale.

La mort du parasite s'annonce par la dégénérescence graisseuse du plasma, dégénérescence qui, dans bien des cas, a été prise pour un phénomène d'évolution normale.

REPRODUCTION.

Une Coccidie se reproduit de deux façons :

1° Par division intracellulaire, dans les tissus de l'hôte et avant que la capsule se soit formée ;

2° Par sporulation, lorsque la capsule s'est formée autour de la Coccidie adulte.

DIVISIONS INTRACELLULAIRES. — Dans plusieurs notes préliminaires (**93**, **94**), nous avons déjà indiqué [1] que les infections aiguës par les Coccidies étaient causées par une multiplication intracellulaire des

[1] FRENZEL (J.), *Die Verdauung lebenden Geweben und die Darmparasiten* (*Arch. f. Physiol.*, 1891, p. 293).

Coccidies, non encore enkystées, multiplication pouvant avoir des suites morbides graves pour l'hôte. Nous pouvons maintenant affirmer que toute Coccidie peut se reproduire, dans tous les cas, à l'intérieur de l'hôte, par division, causant ainsi une autoinfection dans les cas où l'infection ne peut se produire que chez un autre hôte par les spores.

Kloss (**55**), Klebs (**59**), Rivolta (**77**), avaient déjà vu des divisions intracellulaires des jeunes stades. Mais d'autres auteurs soutenaient que si l'on trouvait plusieurs Coccidies dans une même cellule, cela tenait à la pénétration de plusieurs sporozoïtes.

Il n'en est pas ainsi. Un seul sporozoïte pénétrant dans une cellule peut donner naissance, après sa transformation en Coccidie, à un très grand nombre de Coccidies, la division se fait par mitose, et nous avons pu observer beaucoup d'exemples. Chez les Polyplastidées, Kloss (**55**), chez *Klossia helicis*, avait déjà constaté la division des stades intracellulaires. Les figures qu'il donne planche XVI, fig. 50, 52, 53, 54, sont très convaincantes. Ont décrit des divisions, Klebs, chez *Coccidium perforans;* Rivolta, chez *C. tenellum* et *Pfeifferia avium.* Plus récemment, Raillet et Lucet[1] (**90**), chez *Coccidium truncatum*, R. Pfeiffer (**92**) et L. Pfeiffer (**91**), chez les *Pfeifferia* du Lapin et *C. perforans*, ont pensé que le développement innombrable des Coccidies dans certains organes tenait à des divisions intracellulaires.

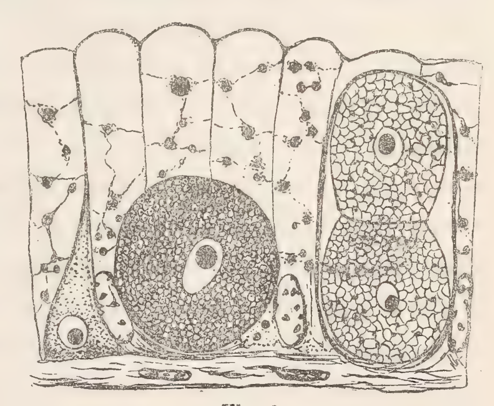


Fig. 3.
Coupe de foie de Patelle montrant deux *Minchinia* dont l'une s'est divisée en deux.

[1] « Il semble qu'une multiplication de la Coccidie se soit produite sur place, les Coccidies (*Coccidium truncatum*) devenant polyédriques par compression réciproque » (Raillet).

Nous avons pu observer, dans de très nombreux cas, des divisions intracellulaires de Coccidies.

Chez les Polyplastidées, *Klossia Eberthi* (rarement), *Klossia helicis* et *Minchinia* nous ont montré des divisions intracellulaires.

Notre planche XII montre des divisions intracellulaires chez *Pfeifferia Tritonis*, *Coccidium tenellum*, *Diplospora Lacazei*, *Pfeifferia princeps*, *C. roscoviense*.

On peut donner ce procédé de reproduction comme absolument normal chez les Coccidies, et je n'ai jamais trouvé de Coccidies sans trouver des stades de divisions. Parfois (Poulet, Chardonneret, Pinson) l'animal infesté renferme quatre ou cinq Coccidies dans une même cellule. Parfois (*Pfeifferia princeps*), la cellule infestée se détend beaucoup (peut-être même se forme-t-il une membrane), et, dans une sorte de kyste, on trouve dix, douze, quinze Coccidies et plus, de tout âge.

On conçoit, de cette façon, comment peut se faire l'autoinfection. Nous reviendrons plus loin sur ce sujet.

Lorsque le sporozoïte a pénétré dans l'épithélium et qu'il s'est arrondi, la division peut se produire. On peut, en effet, trouver des divisions à tous les âges.

Cette division est simple et se fait *généralement* suivant l'axe de la cellule. Mais il n'en est pas toujours ainsi (pl. XII, fig. 4), et la Coccidie, ne respectant guère les cloisons intercellulaires, peut parfois se diviser perpendiculairement au grand axe de la cellule.

Le noyau se divise, et j'ai trouvé, dans tous les cas, que la division avait lieu *par mitose*. Les figures de la planche XII montrent quelques stades. En général, les chromosomes sont peu nombreux, mais lefuseau est bien net. Je n'ai pu voir nettement les centrosomes.

La division des stades intracellulaires est, comme nous le disions, un fait normal chez les Coccidies.

Chez les autres Sporozoaires, nous avons pu observer que c'était également un fait ordinaire chez les Gymnosporidies (**94**). Chez les

Grégarines, L. Pfeiffer a montré (**91**, **94**) que les stades intracellulaires pouvaient se multiplier par division (*Clepsidrina* et *Actinocephalus*), et certaines figures de A. Schneider montrent, sans aucun doute, le même phénomène chez *Stylorhynchus*, encore que l'auteur croie plutôt à la pénétration dans une seule cellule de plusieurs sporozoïtes. Chez les Myxosporidies, Thélohan a été amené à penser aussi à la division des jeunes masses plasmiques.

Nous pouvons donc considérer la division pure et simple des jeunes stades comme un phénomène normal chez les Sporozoaires.

Nous verrons plus loin que ce mode de reproduction peut expliquer l'autoinfection ou plutôt la reproduction du parasite chez l'hôte.

Coccidies géminées. — Chez quelques Coccidies, on a observé des formes *géminées*, c'est-à-dire qu'à côté de la Coccidie se trouve une deuxième Coccidie atrophiée, dans la même cellule.

Balbiani (*Eimeria bigemina*), Stiles et Raillet (*Coccidium bigeminum*), Schneider (*Klossia dimidiata*), ont observé ce cas.

Des observations de Stiles et Raillet semble résulter que *Coccidium bigeminum* peut parfois être solitaire ; d'autre part, des recherches de Balbiani résulte que la *Klossia dimidiata* de Schneider est une Coccidie géminée, et que la Coccidie géminée ne résulte pas de l'entrée, dans une cellule, de deux sporozoïtes, mais bien de la division, dans une cellule, d'une seule Coccidie, l'une des Coccidies s'atrophiant, l'autre subissant l'évolution normale.

Nous avons pu nous-même nous rendre compte de ce fait chez *Coccidium bigeminum* et chez une Coccidie parasite de l'*Ammodytes tobianus* (pl. XII, fig. 16).

Un sporozoïte pénètre dans une cellule épithéliale, donne une Coccidie qui se divise : l'une des Coccidies, tournée vers le plateau de la cellule, subit l'évolution ordinaire ; l'autre, placée plus près du noyau de la cellule, s'atrophie, mais persiste longtemps à côté de l'autre : ordinairement les deux Coccidies sont situées dans la même enveloppe commune ; mais la Coccidie normale se fait un kyste pour

elle, ce qui donne deux capsules emboîtées l'une dans l'autre, l'extérieure étant d'ordinaire la plus mince.

Chez *Coccidium bigeminum*, du reste, il arrive de trouver des cas non géminés, ce qui prouve que nous sommes en présence d'un fait, en somme, secondaire.

SPORULATION.

Le mode de reproduction normal des Coccidies est la *sporulation*.

Cette sporulation diffère peu de celle des Grégarines, des Hémosporidies et des Gymnosporidies.

Le noyau primitif du parasite se divise et donne un certain nombre de noyaux secondaires, qui se portent à la surface; chaque noyau s'entoure d'une certaine quantité de protoplasme, et chacune de ces parties constitue ce que j'ai appelé une *archéspore*. Cette archéspore peut se transformer directement en un sporozoïte, ou bien devenir, par sécrétion d'enveloppes protectrices, une spore de forme déterminée pour chaque espèce. La spore forme un certain nombre de sporozoïtes : nous allons étudier séparément ces diverses phases de la sporulation.

Phénomènes prémitotiques. — A. *Rupture de la membrane nucléaire.* — Lorsque le noyau va se diviser, la membrane nucléaire se rompt et disparaît. Le suc nucléaire s'infiltre alors dans les mailles cytoplasmiques avoisinantes et l'aire nucléaire devient très irrégulière.

J'ai constaté souvent que cette rupture semblait se faire par une sorte d'*éclatement* de la membrane. Celle-ci (pl. XV, fig. 14) se rompt souvent d'un seul côté, de telle sorte que la membrane persiste de l'autre. Quelles que soient les causes de cet éclatement, la membrane se dissout ensuite tout entière.

Ce fait de la disparition de la membrane, normal dans les cellules des Métazoaires, est tout à fait exceptionnel chez les Protozoaires où, dans tous les cas observés, on a constaté la persistance de la membrane pendant la mitose. Il est de quelque intérêt d'observer que, *chez tous les Protozoaires, sauf les Sporozoaires, la mem-*

brane nucléaire se conserve intacte pendant la mitose. Chez les Sporozoaires, la membrane disparaît avant la mitose, et les phénomènes karyokinétiques se passent dans un *nucléocœle*, au sens de Drüner et de Reincke.

B. *Réduction chromatique.* — Après la rupture de la membrane se produit un fait, que j'ai pu observer chez *Klossia Eberthi*, et qui présente un intérêt considérable.

Le noyau ayant perdu sa membrane se divise en deux parties : une grande partie des éléments chromatiques, en particulier les karyosomes primaires, une partie de l'enchylema et, sans doute, une partie des éléments chromatiques, se séparent du reste des éléments nucléaires et, par infiltration à travers le reticulum plasmatique, se portent à la périphérie de la Coccidie, où ils persistent plus ou moins longtemps sous l'aspect d'une masse irrégulière fortement colorable et qui disparaît par la suite.



Fig. 4.
Réduction chromatique chez *Klossia Eberthi.*

Les éléments nucléaires restés au centre forment une masse ronde ou ovalaire, dans laquelle on ne voit guère que de fins granules chromatiques et hyalosomes, le tout entouré d'une zone plus ou moins irrégulière d'enchylema. La figure 10, pl. XV, montre cette migration. Dans les figures 14, 15, 16, 17, on voit en *g* la masse chromatique émigrée (voir aussi la figure ci-dessus).

Il arrive parfois que, pour cette séparation, le noyau initial s'est rapproché de la surface et, dans ce cas, les deux noyaux, ou plutôt les deux masses chromatiques sont très rapprochées l'une de l'autre. Dans beaucoup de cas, on peut suivre cette migration de la chromatine.

Le karyosome initial, quand il a persisté, reste dans le cytoplasme, où il ne tarde pas à disparaître. Quant à la masse chro-

matique émigrée, elle forme souvent une saillie à la surface de la Coccidie, et disparaît rapidement pendant la mitose.

Je n'ai pu observer ce phénomène que chez *Klossia Eberthi;* mais on peut penser, d'après certaines figures de Clarke (**95**, *b*, pl. XXXI, fig. 13), qu'il en est ainsi chez d'autres Coccidies.

Un fait analogue a été décrit par Wolters (**91**) chez les Grégarines (*Monocystis magna*); cet auteur a observé que le noyau se divise (?) en deux parties, dont l'une se porte à la périphérie et doit être assimilée à un globule polaire, tandis que l'autre reste le noyau de la Grégarine. Ce phénomène précéderait la conjugaison des noyaux. Mingazzini (**94**, p. 66) a vu, chez les *Lankesteria*, le fait suivant : le noyau « si porta alla periferia sulla parete e là si vede ancora ben distinto e modificante anche il protoplasma della Gregarina ». L'auteur ajoute : « La causa di questo fenomeno non l'ho potuto trovare. »

Les figures 104 et 105 de la planche III de cet auteur montrent, au centre du kyste, un noyau qui a rompu sa membrane, le karyosome se trouvant dans le cytoplasme; à l'un des pôles, on voit un espace clair avec granules colorés.

Nous pensons que tous ces faits répondent à une même série de phénomènes, et doivent trouver même explication.

Mais doit-on penser tout de suite à l'expulsion d'un globule polaire? En réalité, je n'ai pu voir si réellement il y a scission plus ou moins égale du noyau primitif.

On a constaté, dès longtemps, que dans les œufs ovariens se produit une diffusion de la chromatine à travers la paroi nucléaire. Cette réduction, observée par Blochmann et Lameere dans l'œuf ovarien de *Camponotus ligniperda*, par Balbiani chez les Géophiles, par Fol chez les Ascidies, par Weissmann et Ishikawa dans les œufs d'hiver des Daphnides; plus récemment, par Van Bambeke [1] chez

[1] Van Bambeke, *Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. II. Élimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de* Scorpæna scrofa (*Archives de biologie*, XIII, p. 89-122, pl. V-VI).

les Poissons, et Crety[1] chez les Distomes, a été assimilée par Van Bambeke à une réduction karyogamique qui se ferait dans les œufs ovariens, et précéderait la phase de multiplication des produits sexuels. Pour Créty, ce ne serait qu'une métamorphose régressive de la chromatine qui, éliminée, se résorberait dans le vitellus.

Mais, dans ces cas d'élimination chromatique, il ne se fait pas de rupture de membrane, et la chromatine *diffuse* à travers la membrane.

Chez les Coccidies, il faut considérer cette division des éléments nucléaires non comme une division quantitative, puisqu'il n'y a pas mitose et partage égal de la chromatine, mais comme une séparation qualitative, aboutissant à une épuration du noyau : ce noyau, pendant son accroissement, a absorbé, comme la vésicule germinative de l'œuf, beaucoup de substances inutiles, qui persistent comme excreta, des substances de réserve non utilisées, etc. Le phénomène que nous avons observé est donc une *épuration du noyau*, précédant la mitose, et ce qui le prouve, c'est la reconstitution du noyau qui entre alors en mitose.

Mais alors, peut-être, au point de vue biologique, ne doit-on pas faire de difficultés à considérer cette chromatine éliminée comme un globule polaire, et cette *épuration nucléaire* comme une *réduction chromatique?*

Il y aurait donc, chez les Coccidies (et aussi chez les Grégarines), une réduction chromatique précédant la sporulation, de même que, dans les œufs parthénogénétiques, l'expulsion du globule polaire unique précède la segmentation.

Et il est intéressant de constater que la longue série de phénomènes nucléaires que nous avons comparés dans le noyau de la Coccidie et dans la vésicule germinative de l'œuf ovarien aboutit à une réduction chromatique, provenant d'une sporulation que nous pour-

[1] Créty (C.), *Contribuzione alla conoscenza dell' ovo ovarico* (*Ricerche f. n. labor. d. Anat. norm. d. Univ. Roma*, IV, 1895, p. 261-279, pl. I). — Voir aussi Mertens (*Archives de biologie*, XIII, 1895, p. 389-422).

rons comparer à la segmentation, en tant que processus cytologique.

C. *Globules polaires de Schneider.* — Chez *Cyclospora glomericola*, Schneider (**81**) avait signalé, au moment de la « disparition du noyau », l'apparition, à chaque extrémité de la capsule, d'un corpuscule brillant, arrondi, animé d'un léger mouvement de trépidation, qui n'existait pas avant ce moment. Ces corpuscules apparaîtraient au même moment que les globules polaires de l'œuf. Bütschli (**82**) assimile, de même que Schneider, ces corpuscules à des globules polaires.

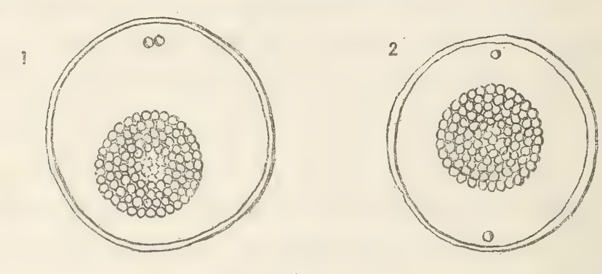


Fig. 5.
Kystes de *Diplospora Lacazei* montrant les globules polaires.

Il nous a été donné d'observer ces corpuscules dans l'évolution de deux espèces : *Diplospora Lacazei* et *Coccidium roscoviense.*

Chez *Coccidium roscoviense*, ces globules polaires se trouvent ordinairement placés près du pseudo-micropyle (pl. XVII, fig. 18), généralement côte à côte; quelquefois cependant, il n'y en a qu'un à cette place et l'autre se trouve à l'autre extrémité du kyste.

Chez *Diplospora Lacazei*, nous avons déjà relaté (**93**) la présence fréquente de globules polaires.

Avant même la division du noyau, il se forme un petit soulèvement de la surface du plasma ; un petit granule brillant apparaît, restant accolé quelque temps à cette surface ; un deuxième granule se forme de la même façon. Lorsque la Coccidie s'est divisée et a formé ses deux spores, les granules sont orientés de façon à se trouver sur l'axe qui sépare les deux spores.

Rarement il n'y a qu'un granule ; tantôt les deux granules sont accolés, tantôt ils sont aux pôles d'un même diamètre de la sphère capsulaire.

Il serait très séduisant d'admettre une comparaison entre ces globules et les globules polaires de l'œuf des Métazoaires.

Malheureusement plusieurs raisons plaident contre une telle assimilation.

Tout d'abord, je n'ai pu découvrir aucune relation entre leur formation et un phénomène nucléaire.

En second lieu, nous ne les avons observés que chez deux espèces de Coccidies (trois, en comptant *Cyclospora glomericola*).

Enfin leur présence n'est pas constante. Nous avons eu des cultures des *Diplospora* provenant de plusieurs Passereaux (*Ligurinus chloris, Anthus pratensis; Saxicola œnanthe*, *Galerida cristata*) ; dans certaines cultures, *tous* les kystes présentaient des globules polaires, dans d'autres, *pas un kyste* n'en possédait. Nous avons fait la même remarque pour *Coccidium roscoviense*. Il semble donc que l'apparition de ces globules dépende du milieu de culture et des conditions extérieures de la sporulation.

De nouvelles recherches seraient nécessaires sur ce sujet, mais il ne me semble pas qu'on puisse homologuer l'apparition de ces globules à celle des globules polaires, au moins dans l'état actuel de nos connaissances.

Cela me paraît d'autant moins probable que les *spores* (et non plus les kystes) de quelques espèces, en particulier d'*Adelea ovata*, présentent quelquefois des globules analogues[1] (pl. XVIII, fig. 14).

Division mitotique du noyau et formation des archéspores. — Les travaux d'Henneguy et de Wolters ont établi la division mitotique

[1] Il ne faut pas confondre ces globules avec les granules ou les plaques de Stieda. Les globules polaires de Schneider sont des granulations rondes, réfringentes, libres dans la cavité du kyste, souvent animées d'un mouvement brownien, tandis que les granules de Stieda sont de simples épaississements de l'extrémité antérieure de la spore.

du noyau des Grégarines ; mais, chez les Coccidies, il n'en était pas ainsi ; et, sauf quelques indications de Thélohan, on ne connaissait pas, jusqu'en 1894, la division du noyau.

Schneider (**81**) avait constaté que, chez *Cyclospora glomericola*, « le trajet effectué par le champ nucléaire du centre à la périphérie fait involontairement penser à la migration analogue de la tache germinative de l'œuf à maturité ». Dans un travail ultérieur (**83**), il avait décrit le bourgeonnement des « nucléolites » aux dépens du nucléole, chez *Klossia Eberthi*, comme l'origine de la formation directe des noyaux des spores [1] : ces nucléolites, mis en liberté par la rupture de la membrane, gagneraient la superficie, où, en se divisant activement, ils formeraient des « noyaux en bretelle » ou en « os de grenouille », futurs noyaux des spores.

Enfin, dans des travaux ultérieurs, il revient sur cette opinion (**86**) et admet, sans démonstration, que le noyau des Coccidies doit, sans doute, se diviser suivant le mode ordinaire.

Pour Mingazzini (**94**), la membrane nucléaire de *Klossia Eberthi* se rompt, puis la substance chromatique se distribue en très petits granules qui seront les noyaux des spores ; il n'y aurait pas karyokynèse, mais division directe « per strozzamento ». Le nucléole est « un serbatoïo di sostanza cromatica, che si distribuisce durante i fenomeni di sporulazione (p. 38) ». Les nucléolites de Schneider ne peuvent, étant donné leur faible dimension, constituer les noyaux des spores. La substance du nucleus forme, à la périphérie, une zone hyaline, réfringente, irrégulière, avec des protubérances. On pourrait, du reste, attribuer à cette opinion celle que Mingazzini attribue à la deuxième opinion de Schneider : « Ancora peggiore dell' affirmazione primitiva. »

Aucun de ces auteurs n'a vu de véritable mitose. Thélohan en a figuré quelques phases (**92**) chez *Goussia minuta* et *Coccidium gasterostei*.

[1] Marshall, chez les Grégarines, est tombé dans la même erreur.

Dans plusieurs notes, nous avons signalé l'existence de mitoses vraies chez les Coccidies et nous en avons figuré (**93**, pl. XVII).

Plus récemment, Clarke (**95**) a donné des figures bien schématiques de mitoses chez des Coccidies.

1° *Polyplastidées digéniques.* — Nous en sommes arrivé à un stade où le noyau se trouve réduit à une masse ovalaire renfermant de fines granulations, chromosomes et hyalosomes, entourée d'une zone irrégulière de suc nucléaire, diffusant plus ou moins dans le plasma (pl. XV, fig. 17).

Les chromosomes commencent à s'ordonner au centre de cet espace (pl. XVI, fig. 2), tandis que le reste de la substance nucléaire se retire autour d'eux; c'est alors qu'on voit se former un fuseau, soit de forme biconique (fig. 6-7), soit en tonnelet (fig. 8-9). Les chromosomes sont d'ordinaire très fins et très nombreux, et unis par de fines travées de linine. Les figures de la planche XVI représentent diverses phases chez *Klossia Eberthi.*

On aboutit à un stade à deux noyaux (fig. 12-13). La division de même que le stade 2 se font sans doute très rapidement, car on trouve rarement ces stades; tandis que le stade à un noyau et le stade polynucléé sont les plus fréquents.

On ne saurait trop remarquer l'homologie extrême existant entre les figures que nous donnons et celles d'Henking sur la segmentation de l'œuf des Insectes et des Phalangides. La même homologie se retrouve dans les stades ultérieurs.

Ces stades sont les suivants :

Migration des noyaux à la périphérie au fur et à mesure de leur formation (fig. 14);

Disposition et division de ces noyaux à la périphérie (fig. 15);

Soulèvement du protoplasme autour de ces noyaux (fig. 16, 17);

Enfin, isolement de la petite sphérule de protoplasme formée, qui n'est autre chose qu'une archéspore (fig. 18).

Les figures de la planche XVI sont suffisamment démonstratives pour qu'il nous soit inutile de les expliquer.

Nous avons réussi à retrouver des mitoses semblables dans la formation des archéspores chez *Minchinia* (pl. XVII, fig. 3) et *Klossia helicis.*

2° *Oligoplastidées.* — Nous avons retrouvé des mitoses dans la sporulation de plusieurs Oligoplastidées.

Nous avions antérieurement (**93**) suivi cette sporulation chez *Coccidium Delagei.*

Chez *Coccidium perforans* (pl. XVII, fig. 12-15), le noyau donne un fuseau typique. Il se forme quatre noyaux, puis quatre soulèvements du protoplasme donnent quatre archéspores et un reliquat cystal.

Chez *Bananella Lacazei* (fig. 23, 24) et la *Goussia* (?) du *Lamna* (fig. 4), nous avons des mitoses typiques avec centrosome très net et radiations.

Nous avons, chez *Diplospora Lacazei* (pl. XVII, fig. 5-11), reproduit un certain nombre de phases de la division chez les Disporées.

3° *Polyplastidées monogéniques.* — Chez les *Eimeria*, la division du noyau se produit simplement ; les noyaux émigrent à la périphérie, se placent d'ordinaire suivant l'équateur de la Coccidie, et le protoplasma se segmente suivant les méridiens.

Chez les *Pfeifferia*, la division du noyau donne de même de nombreux noyaux périphériques ; mais nous trouvons là un dimorphisme dans la sporulation, que nous avons le premier signalé (**94**, *b*) et qui se rapproche du dimorphisme de sporulation des Hémosporidies (*Karyolysus*, *Drepanidium*).

Lorsqu'il s'agit d'un *kyste à microsporozoïtes*, les noyaux très petits, massifs, groupés à la surface, ou suivant des dispositions irrégulières (comme chez les *Klossia*), s'entourent de protoplasme et donnent des prolongements filiformes, qui sont des sporozoïtes longs de 7 à 8 μ. Naturellement, il persiste dans ce cas, au centre, une grande masse de protoplasma résiduel. Il peut y avoir une centaine de sporozoïtes.

S'il s'agit d'un kyste à macrosporozoïtes, les noyaux sont plus grands, moins compacts, et le protoplasme se divisant en profon-

deur, donnent seulement une vingtaine de sporozoïtes, ayant 14 ou 15 μ, plus massifs, avec des granulations chromophiles ; il n'y a plus de reliquat.

Ce dimorphisme, dont on peut suivre l'évolution, se fait aux dépens de Coccidies identiques au début, mais dans lesquelles se fait de bonne heure (peut-être par une différence de nutrition) une différenciation des plasmas.

Ce dimorphisme des sporozoïtes correspond-il à une question de sexe ? C'est ce que nous discuterons plus loin [1].

Transformation de l'archéspore en spore. — L'archéspore, formée d'une simple sphérule de cytoplasme et d'un noyau de chromatine amorphe, se transforme directement en spore par la sécrétion successive de deux membranes : l'une, interne, délicate, mince, accolée au cytoplasme, c'est l'*endospore* ; l'autre, externe, plus résistante, qui donne à la spore sa forme extérieure, c'est l'*épispore*.

Forme des spores. — C'est l'épispore qui donne à la spore son aspect extérieur, et cette forme ne varie pas beaucoup. Généralement, la spore est ronde, ovalaire ou piriforme, et la forme est souvent caractéristique de l'espèce. Cependant chez beaucoup de *Coccidium*, chez une même espèce, la forme peut être indifféremment ovalaire ou pyriforme. Chez les *Bananella*, la spore est arquée, avec deux extrémités plus étroites.

Généralement, les spores des Coccidies sont dépourvues de ces appendices qui sont si nombreux et si variés chez les Grégarines. Cependant, dans le genre *Minchinia*, l'épispore (voir les figures ci-après) se prolonge par deux appendices qui ne sont pas absolument rigides et qui sont beaucoup plus longs que la spore elle-même.

Les *Crystallospora* présentent une spore plus extraordinaire formée de deux pyramides compliquées (voir la description, p. 554), accolées par la base. Il serait très intéressant de suivre le développement de cette spore.

[1] Schuberg (**95**) a retrouvé chez les Souris une *Pfeifferia* avec ce dimorphisme des sporozoïtes. Il pense à un dimorphisme sexuel.

Malheureusement, je n'ai trouvé que des stades adultes (pl. XVIII, fig. 30-31). Un seul stade plus jeune a été rencontré (pl. XVIII, fig. 29). On y voit (assez mal du reste) qu'à ce stade l'épispore semble formé par deux troncs de cône accolés par la base.

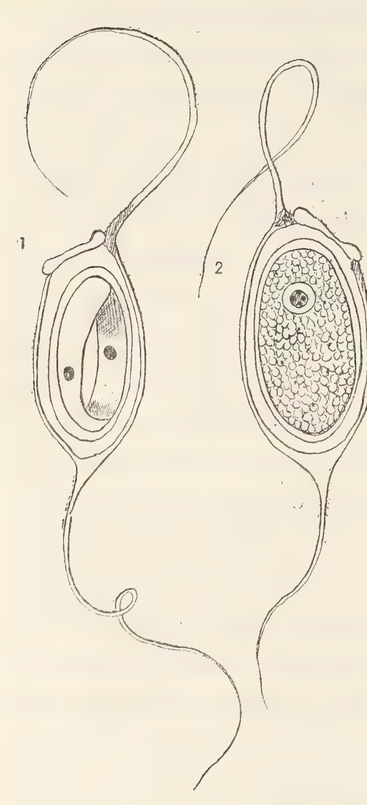


Fig. 6.
Spores de *Minchinia*.

En résumé, chez les Coccidies, la forme des spores est peu variée et ne peut servir à des distinctions spécifiques, comme chez les Grégarines.

Corpuscules de Stieda. — Ces corpuscules ont été décrits pour la première fois par Stieda (**65**, p. 134, pl. III, fig. 8), dans les spores de *Coccidium oviforme*. Schuberg (**95**) les décrit comme une plaque réfringente au pôle antérieur de la capsule. Thélohan (**94**, pl. XII) les a décrits chez *Coccidium variabile* comme de simples épaississements de l'épispore au pôle antérieur, tandis que Schuberg semble y voir des productions spéciales.

Je pense, comme Thélohan, que ces prétendus corpuscules sont des épaississements de la capsule. Je les ai observés dans de nombreuses spores. Dans les spores des *Bananella*, ils sont très caractéristiques (pl. XVIII, fig. 22). Ordinairement, ils se présentent plutôt comme une sorte de bourrelet circulaire, qui, en coupe optique, semble deux corpuscules réfringents. Il me paraît probable qu'ils correspondent à un point de moindre résistance pour la déhiscence de la spore, comme le montrent bien les spores des *Goussia* [1].

[1] Il y aurait peut-être intérêt à étudier spécialement cette question en vue de

FORMATION DES SPOROZOITES DANS LA SPORE. — 1° *Polyplastidées digéniques.* — Nous avons étudié la formation des sporozoïtes chez *Klossia Eberthi*. Voici les résultats que nous avons obtenus (pl. XVIII, fig. 1-12).

L'archéspore est formée d'une masse sphérique de cytoplasma granuleux et d'une masse de chromatine amorphe représentant le noyau. Parfois cependant le noyau paraît formé de petites particules chromatiques dissociées (fig. 2), mais il est plus probable que c'est là un stade précédant la division. Près du noyau apparaît très nettement, dans une aréole claire, un corps arrondi se colorant fortement par la safranine, et qui est certainement le centrosome ; ce centrosome est entouré d'un cercle de fines granulations.

Puis, pendant que se forment l'épispore et l'endospore (l'épispore d'abord, ensuite l'endospore), le noyau se divise en trois, et donne les noyaux de trois sporozoïtes (parfois il y a quatre sporozoïtes dans les spores).

Cette division du noyau que nous avons pu suivre est fort curieuse et ressemble fort à celle qu'on a observée dans les noyaux des Leucocytes. Le noyau semble d'abord se diviser en deux par étirement des extrémités : il semble donc y avoir division directe. Mais cette division est inégale et aboutit à l'apparition de deux noyaux inégaux (fig. 8, 9). La figure 10 montre deux noyaux égaux, mais il est probable que c'est le cas où se formeront quatre sporozoïtes.

Ensuite, le segment le plus grand se divise à son tour, et l'on a dans le noyau trois noyaux égaux. Pendant cette division qui semble une division directe inégale, une sorte de fragmentation, le rôle du centrosome est fort curieux. En effet, tandis que le noyau s'étire, formant une sorte de boyau aux deux extrémités renflées, le centrosome, primitivement unique, se divise à son tour et l'on voit dans l'aréole primitive deux centrosomes très nets (fig. 6, 7, 8, 9). Ce sys-

l'assimilation physiologique des corpuscules de Stieda avec les capsules polaires des spores des Myxosporidies. Mais ce n'est là qu'une idée très hypothétique sur laquelle je ne veux pas insister.

tème centré se place tantôt au centre du demi-anneau formé par le noyau, tantôt à une des extrémités. Pendant cette évolution, on voit que le volume total du noyau, considéré par rapport à celui du noyau de l'archéspore, est beaucoup plus considérable, et que sa trame est beaucoup plus conforme à celle d'un noyau ordinaire. Mais je n'ai pu voir aucune radiation autour du système centré. Il est vrai que l'extrême petitesse des spores (8 à 9 μ) ne permet pas de voir d'aussi fins détails cytologiques. En tout cas, les modifications du noyau et le rôle du centrosome nous portent à croire que nous n'avons pas affaire à une simple fragmentation directe du noyau, et qu'une technique plus habile pourrait mettre en relief des phénomènes mitotiques se rapprochant des mitoses vraies.

Quoi qu'il en soit, lorsque les trois noyaux sont formés (fig. 11), le protoplasma se divise et donne trois sporozoïtes. Il y a souvent, mais non toujours un reliquat sporal.

Chez les autres Polyplastidées, je n'ai pu suivre d'aussi près la formation des sporozoïtes.

Chez *Hyaloklossia*, cependant, j'ai pu voir (pl. XVIII, fig. 16-20) la segmentation de l'archéspore en deux à quatre parties qui s'organisent en autant de sporozoïtes.

2° *Oligoplastidées*. — J'ai pu suivre le développement des sporozoïtes dans la spore chez plusieurs Polyplastidées, entre autres chez *Diplospora Lacazei*, *Coccidium perforans*, *Coccidium tenellum*, *Coccidium Delagei*, *Bananella Lacazei*, etc.

Chez *Coccidium Delagei*, nous avons observé (**93**) ce qui suit. L'archéspore, de forme ovalaire, renferme un noyau qui se divise bientôt en deux. Mais ces deux noyaux sont orientés d'un seul côté de l'archéspore (*loc. cit.*, pl. XVII, fig. 20), et l'archéspore, d'abord uniformément granuleuse, montre des plasma inégalement réfringents de chaque côté de la ligne médiane. D'un côté bourgeonnent les sporozoïtes, de l'autre persiste une plus ou moins grande quantité de plasma qui constituera le reliquat sporal. Les sporozoïtes se trouvent disposés tête-bêche, ou tête à tête, suivant la manière dont

s'est produit le bourgeonnement : généralement, ce sont les têtes qui bourgeonnent les premières et qui, en s'accroissant en sens opposé, constituent deux sporozoïtes tête-bêche.

Chez les autres *Coccidium*, le développement des sporozoïtes est identique.

Chez *Diplospora Lacazei*, l'archéspore forme d'abord une épispore, piriforme, avec une partie polaire, réfringente, épaissie, qui représente les corpuscules de Stieda ; l'endospore se forme plus tard.

Le noyau de l'archéspore est arrondi, contient un karyosome fortement colorable entouré d'une membrane nucléaire distincte (pl. XVIII, fig. 32). Je n'ai pu voir là encore la division du noyau, mais on peut observer la formation de deux noyaux, puis de quatre. Autour de chacun se dessine une zone claire qui est l'indice de l'apparition du sporozoïte, et cette zone claire s'étend peu à peu (fig. 34-35). Le sporozoïte bourgeonne peu à peu en s'accroissant, tandis que diminue la zone granuleuse qui persistera comme reliquat sporal. Ces sporozoïtes bourgeonnent deux à deux en sens inverse, de telle sorte que deux à deux sont opposées les extrémités antérieures qui constitueront les *têtes* des sporozoïtes. Il s'ensuit que lorsque le développement sera effectué, les sporozoïtes seront disposés deux à deux tête-bêche. Le reliquat sporal persiste au centre.

Je n'ai figuré (pl. XVIII) que quelques-uns de ces stades, mais j'ai pu constater tous les stades intermédiaires.

Chez toutes les Oligoplastidées, le développement des sporozoïtes consiste de même dans une sorte de bourgeonnement du sporozoïte à la surface du plasma sporal.

D'une façon générale, il y a analogie entre la formation des archéspores dans le kyste et la formation des sporozoïtes dans la spore.

Reliquat sporal. — Il persiste souvent un reliquat sporal. Ce reliquat est constant pour chaque espèce ; il est formé de protoplasme granuleux, qui se désagrège rapidement.

Les mêmes questions se reproduisent pour ce reliquat que pour le reliquat cystal. Il semble de même que ce soit, non une matière de

réserve, mais un vrai reliquat non utilisé, et sans aucun rôle physiologique.

Parfois, dans les spores (pl. XVIII, fig. 14), on trouve des granules homologues de ceux de Schneider dans les kystes. Nous en avons déjà parlé plus haut (p. 603).

Déhiscence des spores. — Il n'est pas toujours facile de voir comment se fait la déhiscence des spores. Parfois la déhiscence a lieu par simple brisement des enveloppes.

Chez les *Goussia*, l'épispore est divisée par une suture en deux parties, et la spore s'ouvre à deux valves pour laisser échapper les sporozoïtes (pl. XVIII, fig. 25-28). Il en est de même chez les *Barroussia* (Schneider), et probablement aussi chez *Adelea ovata* (fig. 15). Chez *Crystallospora*, les spores s'ouvrent à deux valves, et la ligne de déhiscence est indiquée par la surface de contact des deux pyramides (fig. 30).

Chez les *Minchinia* (fig. 6, p. 608), on voit à l'extrémité supérieure de la spore, un peu latéralement un clapet véritable, qui peut s'ouvrir pour laisser passage aux sporozoïtes.

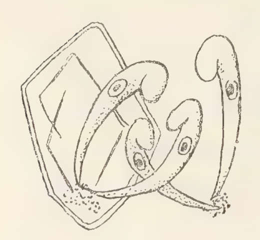


Fig. 7.
Spores d'*Hyaloklossia* en voie d'éclatement.

Chez beaucoup de Coccidies, entre autres chez les *Coccidium*, la spore s'ouvre simplement par éclatement de l'épispore et dans ce cas, il est très possible que les corpuscules de Stieda jouent un rôle physiologique, de même que les capsules polaires, dans l'éclatement de la spore des Myxosporidies.

Dimorphisme des spores. — Chez *Klossia Eberthi*, seulement, on trouve un dimorphisme dans les spores, il y a des *macrospores* qui mesurent 15-20 μ et des *microspores* qui mesurent seulement 8-9 μ.

Le dimorphisme des spores est plus fréquent chez les Grégarines (Monocystis du Lombric).

Il est possible, mais non certain que ces différences de taille des spores, qui peuvent parfois s'observer dans un même kyste (mais

avec une localisation des deux sortes de spores) correspondent à un arrêt de développement.

Reliquat cystal. — Il y a souvent dans les Coccidies un *reliquat cystal*. Chez les Oligoplastidées, il est ordinairement de forme régulière, arrondie, se creuse bientôt d'une vacuole et dégénère. Les grands reliquats de *Coccidium Delagei* et de *C. proprium* montrent bien cette dégénérescence.

Chez les Polyplastidées, le reliquat est souvent très irrégulier, et sa forme n'est nullement caractéristique d'une même espèce.

On doit considérer le reliquat cystal comme un reste de la sporulation et non comme une réserve nutritive servant à alimenter les spores pendant la formation des sporozoïtes.



Fig. 7.
Kyste de *Klossia Eberthi* montrant la forme irrégulière du reliquat. Les noyaux des archéspores sont seuls formés.

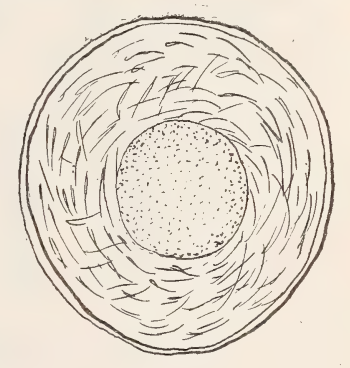


Fig. 8.
Kyste avorté de *Klossia*. Au centre le reliquat.

Sporulation tératologique des *Klossia*. — Chez *Klossia Eberthi*, on observe certains kystes qui ont une apparence différente des autres.

Eberth, le premier, les avait signalés : « Aus einem Kern, gröberen und feineren Körnchen bestehende, an ihrer Oberfläche von feinen Haaren dicht bekleidete Zellen in einer strukturlosen feinen Hülle » (**62**, p. 397 et pl. XXXIII, fig. 7).

Schneider retrouva les mêmes kystes, qu'il figure (**83**, pl. IX, fig. **17**). On voit, dans ces kystes, des amas granuleux, plus ou

moins variés de forme, qui sont des reliquats, et « dont chacun est le point d'attache d'une infinité de prolongements minces et filiformes, qui, les uns droits, les autres recourbés, se terminent tous par une sorte de bouton renflé, qui n'est autre chose qu'un noyau. Chaque amas offre l'image de l'androcée d'une fleur à étamines indéfinies ». Schneider les donne comme des formations cadavériques.

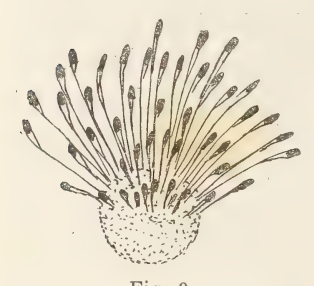


Fig. 9.
Pseudosporozoïtes d'un kyste avorté de *Klossia*, attachés au reliquat.

Mingazzini (**94**) voit dans ces kystes le stade de *Schwärmersporencysten* des *Klossia*, décrit ces fins prolongements comme des sporozoïtes se formant directement des archéspores.

Dans une note récente (**95**), nous avons décrit ces kystes comme des états tératologiques.



Fig. 10.
Pseudosporozoïtes des kystes avortés de *Klossia Eberthi*.

Si l'on considère ces kystes, on voit que, outre la masse ou les masses granuleuses centrales, se trouvent de nombreux filaments hyalins, renflés aux extrémités, qui, parfois libres dans le kyste, semblent un amas de spermatozoïdes (fig. 8), ou, d'autres fois, ressemblent aux figures de Schneider, et sont fixés, immobiles, sur le reliquat (fig. 9).

Si l'on étudie leur structure, on voit que leur extrémité renflée est, en effet, un noyau. Si on étudie leur développement, on voit que ces noyaux se trouvent à la surface du plasma, comme les noyaux des archéspores, et que peu à peu le plasma se soulève

au-dessous d'eux, les refoulant, de telle sorte qu'ils sont portés par une tige plus ou moins longue (fig. 10). Lorsqu'ils sont libres, ces pseudosporozoïtes sont absolument immobiles.

D'ordinaire, les kystes qui les renferment ne renferment que ces formations, et les noyaux des pseudosporozoïtes ne diffèrent des noyaux des archéspores que par leur très faible dimension. La figure montre un cas plus intéressant. Une partie du kyste s'est transformée en spores, et chaque spore renferme déjà les trois noyaux des sporozoïtes. A l'extrémité du kyste se voit une masse granuleuse avec une couronne superficielle de noyaux, et ces noyaux sont juste égaux à ceux des sporozoïtes des spores. Ces noyaux formeront autant de pseudo-sporozoïtes, qui, morphologiquement et cytologiquement, auront la valeur des sporozoïtes des spores, mais qui, fonctionnellement, ne seront pas des sporozoïtes.



Fig. 11.
Kyste de *Klossia Eberthi*.

Il n'y a aucun doute pour que ces pseudo-sporozoïtes, ces prétendus kystes à Schwärmersporen, soient des formations tératologiques ; mais il n'en reste pas moins acquis un fait intéressant, c'est qu'un seul noyau de l'archéspore de *Klossia Eberthi* équivaut à trois sporozoïtes ou à trois noyaux de ces pseudo-sporozoïtes, ce qui nous donne l'explication du cycle des Monogéniques.

Structure des sporozoïtes. — Le sporozoïte formé a toujours la même forme. C'est un petit organisme allongé, vermiforme, très mobile, et pour la motilité duquel nous pouvons renvoyer à nos travaux antérieurs sur les Hémosporidies (**94**).

Si l'on met à part les sporozoïtes en épingle des *Rhabdospora*

(pl. XIV, fig. 21) ; les sporozoïtes des *Goussia* (pl. XVIII, fig. 25, 26, 27), qui sont très petits, filiformes, pourvus d'un noyau central, et de deux extrémités vivement colorables; les microsporozoïtes des *Pfeifferia*, très petits aussi, filiformes, ayant souvent un noyau terminal et extrêmement mobile, les sporozoïtes de la plupart des Coccidies peuvent se ramener à un petit organisme vermiforme, pourvu d'un noyau vésiculaire, souvent muni de vacuoles ou de granulations qui se colorent vivement par les couleurs d'aniline et long de 14 à 20 μ.

Le noyau est souvent une masse simple de chromatine, parfois formé de grains chromatiques dissociés. Il est mobile dans le plasma, ou plutôt il se trouve entraîné par les mouvements de l'endoplasme en divers points du corps.

Nous n'avons pu déceler dans le plasma la présence de fibrilles myophaniques qui doivent exister (aussi bien que chez les Grégarines et les Hémosporidies) et disparaissent dans la suite du développement.

Quant au dimorphisme des sporozoïtes chez les *Pfeifferia*, nous en avons déjà parlé plus haut à propos de la sporulation dans ce genre.

Nombre des sporozoïtes. — Le nombre des sporozoïtes varie beaucoup, il n'est jamais un chiffre normal comme chez les Grégarines. On peut remarquer que ce chiffre est assez variable chez les Polyplastidées ; mais chez les Oligoplastidées et chez beaucoup de Polyplastidées, le nombre des sporozoïtes est souvent deux ou un multiple de deux. On sait que, chez les Grégarines, le nombre normal des sporozoïtes est de huit dans chaque spore. Chez les *Coccidium*, *Goussia*, *Crystallospora*, il y a deux sporozoïtes dans chacune des quatre spores, ce qui fait un total de huit sporozoïtes. Chez les *Diplospora*, il n'y a plus que deux spores, mais quatre sporozoïtes dans chacune ; le total est donc encore de huit sporozoïtes ; donc, chez les Oligoplastidées, le chiffre total des sporozoïtes dans un kyste est le même que celui des sporozoïtes dans une spore de Gréga-

rine. Il y a peut-être, dans ces chiffres, un enseignement intéressant.

GÉNÉRALITÉS SUR LA SPORULATION.

La sporulation peut être considérée comme le fractionnement d'un individu adulte en un certain nombre de parties, qui reproduiront directement ou indirectement un individu semblable au parent.

Nous avons dit : un individu adulte. En effet, dans l'immense majorité des cas, il en est ainsi, et, à la période d'accroissement succède la période de reproduction. C'est le cas des Coccidies. Chez les Myxosporidies, nous trouvons l'exemple très différent d'un phénomène de reproduction (la genèse des spores) marchant de pair avec l'accroissement de l'organisme, et, dans un article récent[1], nous avons homologué cette genèse des spores aux phénomènes de bourgeonnement endogène qui se produisent chez d'autres Protozoaires, en particulier chez les Acinétiens.

On peut comparer la sporulation, en tant que phénomène physiologique et cytologique, avec la segmentation de l'œuf.

Nous trouvons, en effet, deux cas bien distincts :

1° La simple division du noyau et du plasma. C'est le cas des Coccidies Oligoplastidées, dont le plasma se divise simplement en deux (Disporées), trois (Trisporées), ou quatre parties égales (Tétrasporées). Ce cas se reproduit chez nombre d'autres Protozoaires, chez les Péridiniens, chez les Phytoflagellés, chez les Colpodes.

Cette simple segmentation est toujours précédée d'une concentration du plasma; mais parfois (c'est le cas de *Coccidium Delagei*), il y a une orientation du plasma formatif des spores qui trouve sa conclusion dans l'orientation des spores elles-mêmes.

Le reliquat cystal, lorsqu'il existe, trouve son explication dans une orientation périphérique du plasma formatif, la partie centrale, véritable deutoplasme, ne prenant pas part à la division.

[1] LABBÉ, *la Différenciation des organismes* (*Revue scientifique*, 19 décembre 1896).

2° Mais une segmentation tout à fait comparable à celle des œufs centrolécithes des Arthropodes se rencontre chez les Polyplastidées, où les noyaux, après divisions nombreuses, se portent à la périphérie, la segmentation ne survenant que plus tard.

La sporulation se fait de cette façon chez les Grégarines, les Hémosporidies, les Gymnosporidies. Mais la généralité du phénomène apparaît mieux lorsqu'on considère la sporulation chez les Protophytes et Rhizopodes.

Chez de nombreuses algues (Hydrodyction, Acetabularia, Bryopsis, etc.), les noyaux se portent à la périphérie, puis le protoplasme se divise donnant des cellules qui se séparent et forment les zoospores : il y a un reliquat central. Il en est de même chez les Vaucheria, les Saprolégniacés, les Mucorinées, les Myxomycètes, qu'il y ait ou non de reliquat.

Les Chytridinées et les Monadines présentent un intérêt spécial par leur parenté probable avec les Sporozoaires. Chez *Pseudospora*, par exemple, la couche plasmique superficielle s'éclaircit, se sépare du plasma central qui contient les *ingesta*, le noyau prolifère ; les noyaux résultants se portent à la surface, et il se forme autant de petits mamelons protoplasmiques qu'il se formera de zoospores (Zopf, Dangeard). Chez les *Protomonas*, les *Colpodella*, etc., c'est toujours le même processus. Nous pourrions multiplier les exemples.

Le type de sporulation, que nous avons bien étudié chez les *Klossia*, est donc un phénomène très général chez les Protozoaires et les Protophytes ; et si l'on compare, d'autre part, l'ensemble de ces phénomènes avec ceux qui se passent dans la formation du blastoderme des Arthropodes (Bobretzky, Henking, Blochmann, etc.), on ne peut s'empêcher de penser qu'à cette homologie de phénomènes cytologiques correspond sûrement une homologie de causes physiologiques ou plutôt *biomécaniques*[1].

[1] Aimé SCHNEIDER, dans son beau travail sur *la Sporulation des Klossia* (**83**, p. 89) qui, à côté d'erreurs nombreuses, contient des faits bien observés, a émis dès 1883 cette idée remarquable que les nécessités d'ordre physico-chimiques et mécaniques

Cette division successive du noyau, non suivie de segmentation cellulaire ; cette migration des noyaux à la périphérie, correspondant à une séparation, non pas hypothétique mais réelle, des plasmas ; enfin, la formation tardive de cloisons cellulaires qui se forment perpendiculairement à la surface, les cloisons transversales ne se formant que beaucoup plus tard : tous ces phénomènes, quelle que soit leur résultante, ne peuvent trouver leur explication que dans une même cause biomécanique.

Cette cause, il nous est difficile, dans l'état actuel de la science, de la trouver. Tout au plus pouvons-nous chercher des causes *secondes*.

J'ai déjà dit que la migration des noyaux correspondait à une différenciation des plasmas : les lois de O. Hertwig[1] sont toujours applicables et nous en avons déjà fait antérieurement la remarque (**93**, p. 275). Mais ce ne sont pas des explications.

Le protoplasma formatif se différencie bien par sa texture finement granuleuse, parfois presque hyaline, et l'absence des matières de réserve qu'on trouve dans le protoplasma nutritif.

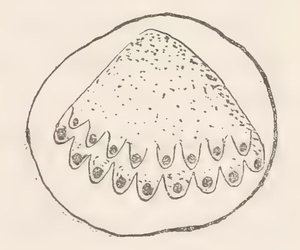


Fig. 12.
Sporulation telolécithe accidentelle chez *Pfeifferia Tritonis*.

La place de ce protoplasma nutritif guide le sens de la segmentation. Lorsqu'il est polaire, comme chez *Coccidium Delagei*, les noyaux se portent tous à l'autre extrémité. Lorsqu'il est central, comme chez *Coccidium proprium*, les noyaux sont périphériques. Chez les Gymnosporidies (voir Labbé, **94**), les noyaux peuvent être groupés en rosette, ou en éventail, ou se placer aux deux extrémités, suivant la position du plasma nutritif. Lorsque ce deutoplasma est répandu également dans toute

pouvaient imprimer à l'évolution de l'œuf, comme à l'évolution des *Klossia*, un tracé analogue, et qu'il fallait chercher dans les lois de la mécanique et non dans de vagues tendances héréditaires, une explication aux phénomènes de la sporulation.

[1] O. Hertwig, *Welchen Einfluss ubt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen Jenaische Zeitschrift f. Nat.*, t. XVIII, 1885, p. 175 et suivantes).

la cellule, la segmentation est totale et il n'y a pas de reliquat (œufs alécithes, certaines Coccidies).

Le sporoblastème rubané ou irrégulier des *Klossia* et des *Pfeifferia* s'explique par une disposition irrégulière du deutoplasme, ce qui complique la migration centrifuge des noyaux et les groupe autour de plusieurs centres.

Enfin, nous avons constaté dans la sporulation des *Pfeifferia*, et dans la formation des macro- et des microsporozoïtes, un dimorphisme dans la segmentation qui correspond bien à la différence des plasmas [1].

Après la migration et l'orientation des noyaux, le soulèvement du protoplasme autour d'eux, et la segmentation qui s'ensuit, est un phénomène aussi général chez les Protophytes que chez les Sporozoaires, et comparable à la segmentation des œufs des Arthropodes.

Les spores avortées de *Klossia Eberthi* ne sont qu'une exagération tératologique du même processus, et qui est proche parent de la formation des spores chez nombre de champignons [2].

Quant à la formation tardive des cloisons entre les noyaux, nous ne pouvons encore en donner d'explication. Malgré les travaux de Hertwig, Lœb, Demoor, Norman, sur les causes qui empêchent la segmentation cellulaire sans pour cela nuire à la division cellulaire, la cause première est encore à trouver, et nous ne pouvons que signaler ce manque d'explication qui laisse dans l'ombre non seulement beaucoup de faits embryogéniques, mais la formation des organes syncytiaux et, peut-être même, le passage du Protozoaire au Métazoaire [3].

[1] Nous trouvons dans un travail de Dangeard une sporulation très comparable à celle des *Klossia* ou *Pfeifferia* chez *Sphœrita endogena*, parasite des Euglènes (DANGEARD, *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (*le Botaniste*, 10 janvier 1876, p. 199-249, 10 figures).

[2] On peut comparer avec les figures que FAMINTZIN et VORONIN donnent de *Ceratium hydnoides* (*Mémoires de l'Académie des sciences de Saint-Pétersbourg*, 7e série, vol. XX, n° 3, 3 planches).

[3] Voir LABBÉ, *loc. cit.*

D'après ce qui précède, la sporulation, considérée en tant que phénomène biomécanique et cytogénique, ne diffère pas de la segmentation de l'œuf.

Peut-être pourrait-on rapprocher de la même façon le processus entier de la sporogenèse et celui de l'évolution d'un Métazoaire quelconque.

Voici un noyau ordinaire de Métazoaire, noyau biodyname qui devient gamodyname et est l'origine d'une cellule sexuelle ♀. Que cette cellule soit fécondée ou que ce soit un œuf parthénogénétique, il se produit une réduction chromatique, puis une division du noyau, enfin prolifération de noyaux, et constitution d'un Métazoaire, dans lequel, de nouveau, un noyau biodyname deviendra gamodyname.

Nous pouvons résumer de la même façon l'évolution d'une Volvocinée, par exemple.

Prenons maintenant une Grégarine ou une Coccidie, *Klossia* ou *Monocystis*. C'est d'abord un sporozoïte qui grandit, puis, après avoir subi ou non une conjugaison, s'enkyste. Il y a réduction chromatique, division du noyau, prolifération de noyaux, peut-être même formation de nombreuses petites cellules à l'origine, indifférentes, les archéspores.

A cet instant, on peut dire que le Sporozoaire passe par le stade Métazoaire. On peut voir dans nos planches (pl. XIII, fig. 3, 5 ; pl. XVI, fig. 15-16 ; pl. XVII, fig. 3, 14, 16, 17) des figures qu'on pourrait absolument homologuer avec les jeunes stades embryonnaires de tel ou tel Métazoaire.

Mais tandis que le Métazoaire continue son évolution, que se produisent les différenciations histologiques et organogéniques et que quelques-uns de ses noyaux seulement se transforment en noyaux gamodynames ; chez la Coccidie, tous les noyaux des archéspores deviennent gamodynames, et la phase polynucléée est extrêmement rapide.

Tandis que, chez la Coccidie, nous voyons les processus sporogènes coudoyer l'ovogenèse, chez les Myxosporidies, où les noyaux

ne deviennent que progressivement gamodynames, et où les phases de reproduction et d'accroissement coexistent, nous voyons la sporulation coudoyer le bourgeonnement.

QUESTION DE LA SEXUALITÉ DES COCCIDIES.

Nous avons vu que chez les Coccidies, la sporulation était précédée d'une réduction chromatique. Mais il ne semble pas qu'il y ait une conjugaison analogue à celle des Grégarines ou des Hémosporidies.

Cependant cette question d'un phénomène sexuel au cours de l'évolution des Coccidies n'est pas absolument éclaircie.

Nous avons vu, en effet, que chez les Pfeifferia il y avait des kystes à macrosporozoïtes et des kystes à microsporozoïtes. Nous avions émis l'idée, et Schuberg (**95**) avait eu la même opinion, que ce dimorphisme répondait peut-être à une différence sexuelle. Mais nous n'avons jamais pu observer, même par des procédés artificiels, de rapprochements sexuels entre les macro- et les microsporozoïtes.

Les sporozoïtes des deux sortes errent dans le contenu intestinal, sans que j'aie jamais pu observer de conjugaison. Cependant j'ai souvent remarqué que certains macrosporozoïtes possédaient, outre le noyau normal qui se colore fortement par la safranine, une masse vivement colorable par l'hématoxyline, et qui se trouve tout près de l'extrémité antérieure du sporozoïte. Cette masse qui se colore de la même façon que les noyaux des microsporozoïtes épars dans les mêmes préparations, et qui est absolument de même grandeur, se trouve ordinairement assez rapprochée du noyau du sporozoïte et, dans quelques cas, j'ai même observé qu'elle venait au contact du noyau.

Les preuves malheureusement me manquent pour pouvoir affirmer que cette deuxième masse, qui semble formée de chromatine, n'est autre que le noyau d'un microsporozoïte.

Un autre fait est le suivant : on peut facilement observer la pénétration dans l'épithélium, des macrosporozoïtes et leur transformation

en Coccidie ; mais jamais je n'ai pu voir ce que devenaient les microsporozoïtes.

En résumé, de ce que nous savons de la conjugaison chez d'autres animaux, nous pouvons penser que le dimorphisme des sporozoïtes de *Pfeifferia* est peut-être d'origine sexuelle, que les macrosporozoïtes représentent l'élément femelle et les microsporozoïtes l'élément mâle. Mais nous n'avons pu observer de conjugaison, et cette opinion, quelque plausible qu'elle soit, n'est pas prouvée [1].

Nous savons qu'il existe *généralement* une conjugaison, non plus des sporozoïtes, mais des stades adultes, chez les Grégarines.

Un cas intermédiaire se trouve chez les Hémosporidies. En effet, chez *Drepanidium* et *Karyolysus*, on observe une conjugaison ; mais d'autre part, il y a des macrosporozoïtes et des microsporozoïtes, qui se développent isolément dans les globules sanguins, et il ne serait pas étonnant que les deux conjugués ne provinssent d'un macro- et d'un microsporozoïte.

QUATRIÈME PARTIE.

BIOLOGIE DES COCCIDIES.

Sous ce titre, nous réunissons un certain nombre de questions se rapportant à la biologie des Coccidies. Nous traitons les conditions d'habitat, les conditions de l'autoinfection, la question du dimor-

[1] Il est une observation de Podwissozky (**95**) qui ne manque pas d'intérêt, bien qu'il m'ait été impossible de la contrôler. D'après cet auteur, les plus jeunes stades intracellulaires de *Coccidium oviforme* seraient, la plupart du temps, accompagnés d'un corps rond ou falciforme, d'autant plus net et d'autant plus grand que la Coccidie est plus jeune ; ce corps se trouve dans la cavité qui entoure la Coccidie ; il ne se colore ni par la safranine, ni par les autres colorants d'aniline, mais seulement en bleu vert par le picro-indigocarmin. Il disparaît par dégénérescence hyaline et n'est plus visible à côté des Coccidies plus âgées, remplies de granulations. Pour l'auteur, ce serait un *decidua* de la Coccidie.

Est-ce là vraiment un *decidua*, ou ne serait-ce pas le reste d'une conjugaison entre deux sporozoïtes

Jamais je n'ai pu retrouver ce corps énigmatique, et je ne puis, en conséquence, éclaircir le problème.

phisme, les relations cytosymbiotiques de l'hôte et du parasite, les variations ontogénétiques et phylogénétiques des Coccidies.

Nous n'avons pas la prétention d'approfondir ces très graves questions, et des recherches sont encore nécessaires dans cet ordre d'idées. Nous avons, du reste, laissé de côté plusieurs chapitres intéressants, notamment les conditions de l'infection et de l'immunité, puis l'étude anatomo-pathologique des coccidioses, sur lesquelles je n'ai pas encore de résultats assez complets et que je développerai dans un autre mémoire.

HABITAT.

Le tableau des hôtes, que nous avons ajouté à la première partie de ces recherches (p. 562-564), montre d'une façon très explicite que les Coccidies sont surtout des parasites de Vertébrés et qu'elles y représentent les Grégarines, qui sont, au contraire, des parasites d'Invertébrés.

Chez les *Mammifères*, on trouve surtout des *Coccidium* qui, par leurs caractères, se rapprochent de *C. perforans*. A ce type se rattache un *Coccidium* parfois observé dans l'intestin de l'Homme. Les animaux domestiques, le Cheval, les bestiaux, le Porc, le Mouton, la Chèvre, ont des *Coccidium* voisins du *C. bigeminum*, qu'on trouve surtout chez le Chat et le Chien.

Les Chauves-souris offrent le *Coccidium viride*, qui, par ses caractères, se rapproche de *C. tenellum*, parasite des Oiseaux. Les petits Mammifères (Putois, Belette, Souris, Taupe, Hérisson, etc.) offrent des Coccidies très voisines du *Coccidium perforans* du Lapin.

A côté de ces formes se trouvent des *Pfeifferia*, et c'est surtout la présence simultanée d'une *Pfeifferia* et d'un *Coccidium* chez le Lapin qui a déterminé cette théorie du dimorphisme que nous étudierons plus loin.

Chez les *Oiseaux*, nous trouvons aussi des *Pfeifferia*, mais le plus souvent des *Coccidium*, qui, chez les Gallinacés de nos basses-cours, se rattachent à *C. tenellum* et, chez les Palmipèdes et Échassiers

marins, se rapportent à une forme voisine, *C. roscoviense*. Les Passereaux sont infestés par des *Diplospora* de variétés très nombreuses. De même que chez les Mammifères, les Coccidies sont très abondantes chez les Oiseaux.

Les *Reptiles* et les *Amphibiens* aquatiques présentent des *Coccidium* du type de *C. Delagei* (Cistudo) ou de *C. proprium* (Triton). Les Grenouilles possèdent deux formes, toutes deux très rares : *Hyaloklossia Lieberkuhni* et *Molybdis* (?) *Entzii*. Les Tritons abritent même trois formes dans leur intestin : *Coccidium proprium* (commun), *Pfeifferia Tritonis* (assez rare) et *Cytophagus Tritonis* (*Acystis*, Labbé), qui est une Gymnosporidie, mais qui se présente comme une petite Coccidie sans capsule à forme d'*Eimeria*.

Les Lézards et les Couleuvres nous offrent deux Coccidies, parasites des organes génitaux (Mingazzini): *Gonobia Lacertæ* et *G. Colubri*.

Les Coccidies sont beaucoup plus rares dans ces groupes que chez les Vertébrés à sang chaud.

En revanche, les Poissons nous offrent une très grande quantité d'espèces, se rapportant presque toutes au genre *Goussia*. Ici, de même que tous les Oiseaux d'une même volière sont infestés d'une même variété de *Diplospora Lacazei*, de même tous les Poissons d'un même herbier sont infestés d'une même variété de *Goussia variabilis*. Parfois, chez une même espèce, comme la Motelle, on trouve trois Coccidies : *Crystallospora Thelohani*, *Goussia Motellæ* et *Rhabdospora Thelohani*.

Malgré la réserve que nous faisions au début, les Coccidies se trouvent aussi chez les Invertébrés. Chez les Mollusques, où l'on ne trouve pas de Grégarines, se rencontrent plusieurs formes de Klossiées, surtout dans le rein et le foie.

Les Arthropodes, les Myriapodes en particulier et, quelques rares Insectes nous montrent quelques Coccidies. Le *Lithobius* héberge *Adelea ovata*, *Bananella Lacazei* et *Eimeria Schneideri*.

Mais, chez tous les autres Invertébrés, les Grégarines remplacent

les Coccidies, bien que chez la Nèpe, par exemple, nous trouvions plusieurs Grégarines accompagnant *Barroussia ornata* et *Eimeria nepæ.*

SIÈGE DANS LES TISSUS.

Nous savons déjà comment le parasite pénètre dans une cellule et comment il se place, dans cette cellule, entre le plateau cuticulaire et le noyau. Puis la Coccidie grandit, refoule le noyau et les cellules voisines. S'il s'agit de grandes cellules, telles que celles de l'épithélium intestinal des Vertébrés, on peut concevoir qu'une Coccidie puisse rester toute sa vie dans cette cellule et y subir toute son évolution ; mais, s'il s'agit de Coccidies de grande taille comme les *Klossia* ou *Pfeifferia gigantea*, et, d'autre part, d'un épithélium à cellules très petites comme celles de l'intestin des Seiches ou des *Lamna*, on peut comprendre facilement que ces Coccidies soient forcées, pour accomplir leur évolution complète, de s'enfoncer dans la sous-muqueuse (voir pl. XII, fig. 20) en refoulant la basale. Dans ce cas, la Coccidie est entourée d'un second kyste de fibrilles et de cellules conjonctives, produit par le refoulement mécanique de ce tissu ; à ce stade, la Coccidie n'est plus intracellulaire, mais intercellulaire. Cela arrive aussi pour de petites Coccidies comme *Coccidium roscoviense* ou *Crystallospora Thelohani*. La première, qui jusqu'à l'enkystement est tout à fait intracellulaire, peut, chez certains hôtes (*Charadrius cantianus*, *Tringa alpina*), s'enfoncer dans la sous-muqueuse des villosités (pl. XII, fig. 17). Accidentellement, le même fait se produit pour *Coccidium tenellum*.

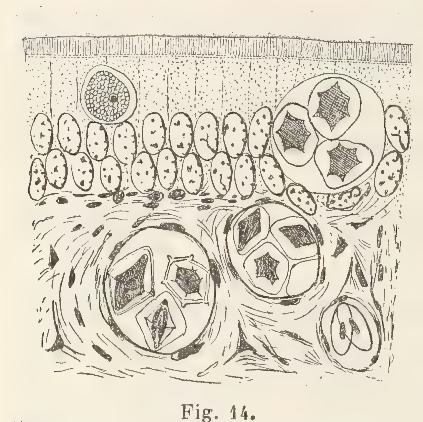


Fig. 14.
Coupe d'intestin de Motelle montrant la place des kystes de *Crystallospora*.

Cette migration dans le tissu conjonctif sous-muqueux se produit surtout dans les cas où ont lieu des divisions intracellulaires nombreuses.

D'une façon générale, les Coccidies sont des parasites des épithéliums ; ce sont des parasites *monophages*, qui ne passent jamais dans le tissu conjonctif que pour des causes mécaniques, au contraire des Myxosporidies, qui sont *polyphages*.

Ce sont toujours, au moins au début, des parasites du cytoplasme : des cytophages. Mais il est intéressant de constater que, dans certains cas, une Coccidie peut devenir *karyophage*. C'est ce que montrent ces figures, où l'on voit, dans un cas d'infection aiguë, des noyaux de cellules épithéliales de Triton infestés par *Pfeifferia Tritonis*. C'est là, du reste, un cas particulier. Il nous semble, en effet, à peu près certain qu'il n'existe pas jusqu'ici de parasites exclusivement karyophages. Dans les noyaux de la Salamandre, on rencontre quelquefois le *Karyophagus Salamandræ* de Steinhaus, qui se retrouve aussi dans le cytoplasme. Sans parler de parasites énigmatiques, peu vraisemblables comme le *Karyophagus hominis*, de Podwissozky, et le *Micrococcidium Salamandræ* que Drüner[1] aurait trouvé dans les noyaux des cellules séminales de la Salamandre, nous avons constaté maintes fois que les *Drepanidium* du sang de la Grenouille peuvent fort bien pénétrer dans les noyaux des organes hématopoiétiques (Labbé, **94**, pl. I, fig. 11).

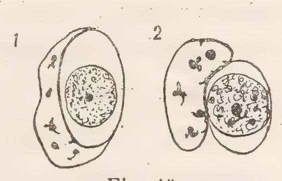


Fig. 15.
Pfeifferia Tritonis, stades intra- et paranucléaires.

Dangeard[2] a décrit récemment sous le nom de *Nucleophaga* une Chytridinée, parasite du noyau des Amibes ; mais cette Chytridinée existe vraisemblablement aussi dans le cytoplasme. Du reste, *a priori*,

[1] Drüner (L.), *Beiträge zur Kenntniss der Kern und Zellendegeneration und ihrer Ursache* (*Jenaische Zeitschr.*, vol. XXVIII, 1894, p. 295-325, pl. XX-XXI).

[2] Dangeard, *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (*le Botaniste*, 10 janvier 1896, p. 199-249, 10 figures).

on ne voit pas pourquoi le karyoplasme ne partagerait pas l'infection du cytoplasme. Seulement, la pénétration du noyau par le parasite est plus rare, parce qu'elle est plus difficile. De même que les *Drepanidium* ne se logent jamais dans les noyaux des Hématies, mais dans ceux des leucocytes ou des phagocytes, de même les *Nucleophaga* pénètrent dans le noyau de l'Amibe, parce que ce noyau offre un abri plus sûr au parasite dans une cellule soumise à toutes les déformations de la marche pseudopodique.

La Coccidie doit se développer dans un épithélium. En raison des conditions de l'infection, c'est l'épithélium intestinal qui est presque toujours attaqué. Jamais l'estomac des Vertébrés n'est attaqué, et, si l'on trouve parfois des kystes de Coccidies dans la cavité stomacale du Lapin, c'est, comme l'a très bien observé Raillet, par suite d'une ingestion et non d'un développement sur place. C'est surtout l'intestin qui est attaqué, l'intestin grêle chez les Vertébrés supérieurs, surtout la région duodénale, plus rarement le rectum. Chez les Sélaciens, c'est l'intestin et surtout l'intestin spiral ; chez les Seiches, toute la région du tube digestif depuis l'œsophage, mais particulièrement l'estomac et l'estomac spiral (ou plutôt le réservoir biliaire).

Les glandes salivaires sont parfois infestées chez les Céphalopodes ; de même les cæcums pyloriques chez les Téléostéens ; les glandes intestinales (plaques de Peyer, glandes de Lieberkühn) chez les Vertébrés supérieurs.

Le foie est souvent infesté : chez le Lapin (*Coccidium oviforme*) ; chez les Labres (*Goussia Thelohani*) ; chez la Sardine, l'Anchois, le Hareng (*G. clupearum*) ; chez l'Épinoche (*Coccidium gasterostei*) ; chez le Caranx (*Goussia cruciata*), la Tanche (*G. minuta*) ; enfin, chez quelques Mollusques (Chiton, Trochus, Patelle) se trouvent, dans le foie, des *Minchinia*.

Par ses rapports avec le cloaque, le rein est quelquefois infesté. Smith a décrit une *Eimeria* dans les canalicules rénaux de la Souris ; Raillet a décrit *Coccidium truncatum* dans le rein de l'Oie. Chez la Grenouille, *Hyaloklossia* se développe aussi dans le rein ; mais les

kystes, très grands, se trouvent plutôt dans le tissu conjonctif qui entoure cet organe. Le rein des Mollusques abrite aussi de nombreuses *Klossia*. Enfin, dans les tubes de Malpighi des *Glomeris*, Schneider a trouvé l'*Eimeria nova*.

Il ne semble pas, malgré deux observations, l'une de Liénaux (poumons du Chien), l'autre de Künstler et Pitres (plèvre de l'Homme), que les Coccidies puissent réellement pénétrer dans les poumons. Les observations qui montrent des Coccidies dans le mésentère soit du Poulet (*Coccidium tenellum*), soit des Céphalopodes (*Klossia Eberthi*), ne semblent pas non plus exactes. Schneider a trouvé une *Klossia* dans le corps graisseux des *Akis*.

En somme, les Coccidies se rencontrent dans le tube digestif et dans tous les organes qui en dépendent ; elles peuvent, de même, se trouver dans les reins. Enfin, dans trois cas, on a trouvé des Coccidies dans les organes génitaux : chez la Sardine, dans le testicule, Thélohan a trouvé *Coccidium Sardinæ* ; dans le testicule du Lézard et dans l'ovaire de la Couleuvre, Mingazzini a rencontré *Gonobia Lacertæ* et *G. Colubri*. Il serait très intéressant de voir si, dans quelques cas, la castration parasitaire ne serait pas produite.

En général, le siège des Coccidies est électif pour tel ou tel organe. Mais cependant, on trouve, chez la Tanche, *Goussia minuta* aussi bien dans la rate que dans le foie et dans le rein. Les *Rhabdospora*, trouvés d'abord par Laguesse dans le pancréas, ont été rencontrés dans l'intestin, le foie, la rate, le rein, même l'ovaire (Ablette, Vairon) et l'épithélium des branchies de divers Poissons. L'intestin du Maquereau héberge *Goussia clupearum*, qui habite également le foie de la Sardine et du Hareng. Une même Coccidie peut donc, parfois, mais non généralement, habiter des organes différents, soit chez un même hôte, soit dans des hôtes différents.

Jamais on n'a rencontré de Coccidies dans la peau. L'examen de l'habitat des Coccidies nous montre bien, en outre, que, si, accidentellement, les Coccidies peuvent pénétrer dans le tissu conjonctif, c'est toujours en écartant les fibrilles et les cellules de ce tissu, et

seulement après une phase d'accroissement dans un épithélium et par suite d'un trop grand développement.

Jamais une Coccidie n'est parasite dans d'autres cellules que les cellules épithéliales.

Nous avons étudié le siège des Coccidies dans les cellules et les tissus ; il nous reste à étudier l'action que ces parasites exercent sur ces cellules ou ces tissus.

Nous verrons plus loin (cytosymbiose, p. 636) l'action du parasite sur la cellule-hôte.

Il nous resterait à étudier l'action de ces parasites sur les organes eux-mêmes et sur l'organisme. Malheureusement, l'anatomie pathologique des lésions causées dans les infections coccidiennes aiguës présente encore bien peu de matériaux.

Thélohan a constaté la présence de tumeurs (?) chez la Tanche, peut-être causées par *Goussia minuta* ; le même auteur a étudié des néoplasmes (?) chez les Labres, peut-être causés par *G. Thelohani.*

Les productions tumoriformes du foie du Lapin (*Coccidium oviforme*) ont été mieux étudiées ; mais les auteurs ne s'entendent guère sur les néoplasies qui s'y trouvent et qui sont probablement dues à une cause toute mécanique, l'accroissement numérique des parasites. Dans l'intestin du Lapin, le *Coccidium perforans* cause l'hypertrophie des villosités et l'infiltration de la muqueuse, souvent une ectasie des tubes glandulaires (Pfeiffer, Baginsky) ; là encore, il n'y a probablement qu'une cause purement mécanique.

Les coccidioses intestinales aiguës du Poulet et du Lapin, souvent mortelles, montrent l'intestin couvert de taches blanchâtres, opaques, saillantes sur les muqueuses, et ces plaques, examinées au microscope, montrent une prolifération si formidable de Coccidies, que l'épithélium semble avoir disparu.

Mais ces coccidioses *aiguës* sont rares et, en général, les coccidioses *chroniques* sont absolument dénuées d'action pathogène.

Du reste, nous étudierons plus spécialement cette pathogénie des Coccidies dans un mémoire ultérieur.

L'AUTOINFECTION ET LE DIMORPHISME DES COCCIDIES.

Dans un autre mémoire, nous traiterons spécialement des conditions de l'infection coccidienne, mais nous devons consacrer quelques pages à la question de l'autoinfection.

La propagation de l'infection se fait par les spores et les kystes, qui sont évacués avec les fèces. Dans les espèces à développement exogène, comme la plupart des *Coccidium*, les *Diplospora*, etc., la sporulation se fait à l'extérieur de l'hôte, dans la terre humide ou dans l'eau ; ceci explique qu'en mettant des kystes de Coccidies dans des verres de montre avec addition d'un peu de thymol ou d'acide chromique, ces kystes puissent entrer en sporulation.

La propagation d'hôte à hôte se fait donc très simplement par l'air, les poussières de l'atmosphère ou l'eau. La contagion se fait toujours par l'intestin. Quant aux infections artificielles, elles se font très facilement par la simple ingestion des kystes.

Les spores résistent très longtemps aux agents extérieurs, et j'ai retrouvé vivants, après plus d'un an, des kystes de *Diplospora* desséchés.

La propagation dépend, du reste, des conditions individuelles physiologiques de l'hôte, en même temps que des conditions spécifiques. Il y a une spécificité parasitaire très nette qui empêche, par exemple, que des Salamandres puissent être infestées avec des Coccidies du Triton, tandis que tous les Passereaux sont infestés par un même *Diplospora*. Le parasite ne peut vivre et évoluer, dans le cas normal, en dehors d'une cellule déterminée d'un hôte déterminé.

L'immunité de l'hôte crée la spécificité du parasite.

Nous reviendrons, dans un autre mémoire, sur ces questions et des expériences qui leur sont relatives. La question est de savoir comment peut se faire la propagation de l'infection dans un même hôte, autrement dit l'autoinfection.

En effet, l'infection par une Coccidie exogène ne peut se faire, chez un hôte déterminé, que si cet hôte avale de nouveau les kystes que lui ou ses congénères ont évacués et qui ont pu subir au dehors la sporulation.

Ce cas se présente souvent. Raillet a bien observé des cas de coprophagie, ou plutôt d'autocoprophagie chez le Lapin ; l'estomac de ces animaux est, en outre, toujours rempli de kystes provenant d'une ingestion récente. J'ai observé les mêmes procédés d'autoinfection chez les Passereaux.

Mais ce procédé, s'il suffit à expliquer l'autoinfection dans les cas de *coccidiose chronique*, ne peut expliquer l'énorme développement des Coccidies qui se produisent, notamment dans les cas de *coccidiose aiguë.*

C'est en vue d'expliquer l'autoinfection dans ces coccidioses que certains auteurs ont pensé à un dimorphisme, en vue duquel ils ont invoqué les cas où une Coccidie monogénique cohabite avec une Coccidie digénique.

En 1891, R. Pfeiffer trouva, dans l'intestin de jeunes Lapins, une Coccidie à développement simple d'*Eimeria* (*Pfeifferia princeps*, nobis), causant une affection diarrhéique grave de ces animaux. Il émit l'idée ingénieuse que cette Coccidie était une forme évolutive de *Coccidium perforans ;* une même Coccidie pouvait avoir deux formes de développement :

1° Un développement endogène simple (monogénique, *nobis*), produisant l'autoinfection chez l'individu infesté par *Schwærmersporencysten* ;

2° Un développement exogène à deux degrés (digénique, *nobis*), reproduisant l'infection chez d'autres individus par *Dauersporencysten.*

La même année, Ludwig Pfeiffer, de Weimar, étendit cette théorie à toutes les Coccidies d'abord, à tous les Sporozoaires, sauf les Grégarines, ensuite, bouleversant ainsi toute la classification. *Karyophagus Salamandræ*, Steinhaus, ne serait qu'une forme évolutive

de *Coccidium proprium; Eimeria Schneideri*, d'*Adelea ovata*, etc.

Tandis que, d'une part, Mingazzini, Schuberg, Podwissozky, J. Clarke et d'autres interprètent les faits suivant cette théorie, Aimé Schneider et nous-même à plusieurs reprises avons formulé des réserves.

Tout d'abord, il faut convenir que cette théorie du dimorphisme est extrêmement séduisante et expliquerait bien des choses; mais il est nécessaire de l'étudier de près, car, si elle était vraie, il faudrait bouleverser toute la classification des Coccidies et probablement des Sporozoaires. Tout d'abord, voici deux formes dans l'intestin: une *Eimeria* ou une *Pfeifferia* et un *Coccidium*. Est-il possible de distinguer les jeunes stades? Presque toujours.

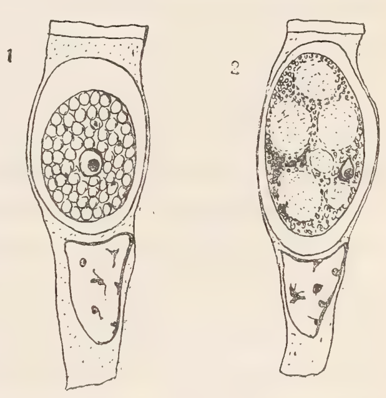


Fig. 16.
Cellules de l'épithélium intestinal de Triton parasitées.
1. *Coccidium proprium*. 2. *Pfeifferia Tritonis*.

Dans tous les cas où j'ai rencontré ensemble une monogénique et une digénique, j'ai toujours pu les distinguer l'une de l'autre. Il y a toujours, dès les plus jeunes stades, des différences sensibles, et la figure ci-contre, qui montre deux cellules de Triton infestées l'une d'une *Pfeifferia*, l'autre d'un *Coccidium*, est typique. Naturellement, à partir des jeunes stades intracellulaires, l'évolution diffère de plus en plus, et l'on ne peut plus confondre les deux formes. Ces deux formes, en sporulant, donnent des sporozoïtes différents, et l'on peut se rendre facilement compte que le sporozoïte de la forme monogénique est différent cytologiquement de celui de la forme digénique.

Donc, voici deux formes qui diffèrent depuis le premier stade jusqu'au dernier. Si l'on veut que ces deux formes dérivent d'une même espèce, il faut admettre que c'est le seul fait de leur cohabitation qui semble donner raison au dimorphisme.

Or, cette cohabitation n'existe pas toujours. Autant *Coccidium perforans* est commun chez le lapin, autant *Pfeifferia princeps* est rare chez ce même animal (je ne l'ai trouvé qu'une seule fois). Tandis qu'on rencontre fréquemment *Coccidium proprium* chez le Triton, je n'ai trouvé *Pfeifferia Tritonis* que chez les Tritons d'une seule mare des environs de Laval. Il est vrai que, dans cette mare, tous les Tritons étaient infestés, et un seul l'était aussi par *Coccidium proprium ;* chez les Passereaux, où *Diplospora Lacazei* est extrêmement commun, *Pfeifferia avium* est très rare.

On trouve parfaitement des animaux infestés avec une espèce monogénique sans qu'il y ait d'espèce digénique, et l'on ne comprendrait guère cependant que l'une des formes vînt sans l'autre.

Certains auteurs ont argué d'une influence saisonnière. Mais, là encore, les faits sont opposés au dimorphisme. Chez le *Lithobius*, les *Adelea* ne se montrent pas seulement à l'automne, mais dès le printemps et toute l'année. L'*Eimeria* ne se montre pas seulement au printemps. Chez le Triton, j'ai trouvé *Pfeifferia Tritonis* aussi bien au printemps qu'en automne, et, chez cet animal, *Coccidium proprium* est chronique. De ce que nous trouvons deux organismes d'un même groupe dans le même milieu, il ne s'ensuit pas que ce soit deux formes d'une même espèce. A ce compte, chez la Motelle, on en trouverait trois, toutes endogènes : *Rhabdospora Thelohani*, *Goussia Motellæ* et *Crystallospora Thelohani*. Chez le *Lithobius,* on en trouverait aussi trois : *Adelea ovata*, *Eimeria Schneideri*, *Bananella Lacazei*, c'est-à-dire une monogénique et deux digéniques, l'une polysporée, l'autre trisporée.

Enfin, une dernière objection, beaucoup plus grave :

J'ai tenté un certain nombre d'expériences pour essayer des infections expérimentales et voir si, chez un animal indemne, l'introduction d'une des formes ne produirait pas l'apparition de l'autre ou des deux formes ensemble.

Je me suis placé autant que possible dans les conditions les meilleures. J'ai expérimenté avec des Chardonnerets, des Pinsons, des

Tritons, dont les fèces avaient été soigneusement examinées, qui étaient restés en observation pendant plusieurs jours, et qui avaient été mis, autant que possible, à l'abri de contagions accidentelles possibles. Les infections expérimentales faites avec *Diplospora Lacazei*, *Pfeifferia Tritonis* et *Coccidium proprium* n'ont jamais donné que l'espèce inoculée, quel que fût le temps écoulé entre le moment de l'incubation et l'autopsie de l'animal.

De tout ceci, il faudrait conclure que le dimorphisme n'existe pas chez les Coccidies. Mais ce serait peut-être trop s'avancer, et je crois qu'il est difficile de l'affirmer. Ce qu'on peut dire, c'est que les faits avancés par les partisans du dimorphisme ne sont pas exacts et que la démonstration du dimorphisme reste à faire. L'hypothèse d'un dimorphisme est assez séduisante pour qu'on ne la repousse pas d'une façon trop absolue ; mais, tant que la preuve n'en sera pas faite, il faut se contenter des données actuelles, qui cadrent mieux avec la réalité des faits. Je crois donc que, dans l'état actuel de nos connaissances, il vaut mieux séparer en genres et espèces les monogéniques des digéniques, et si, plus tard, il se confirme que les uns sont des stades évolutifs des autres, il ne sera pas difficile de remanier la classification.

Avec cette théorie du dimorphisme ne disparaît pas pour cela l'explication de l'autoinfection.

Si l'on se reporte à ce que nous disions (p. 594) des divisions intracellulaires, on pourra se rendre compte que c'est dans ces divisions intracellulaires qu'est la clef de l'autoinfection. La Coccidie intracellulaire continuellement se divise, en donne d'autres qui pourront former des kystes, mais dont quelques-unes pourront de nouveau se diviser, sans que l'épithélium de l'hôte cesse d'être infesté. C'est de cette façon que se transmet l'infection coccidienne chronique. A certains moments et sous certaines influences, une prolifération énorme des Coccidies intracellulaires peut donner lieu aux poussées de Coccidioses aiguës et occasionner des maladies diarrhéiques souvent très graves, surtout chez les animaux jeunes.

LA CYTOSYMBIOSE.

La biologie de la Coccidie, considérée en tant que parasite intracellulaire, dérive tout entière des propositions suivantes :

Le parasite ne peut vivre que s'il est adapté au milieu dans lequel il vit.

Le parasite est soumis aux mêmes lois d'adaptation que s'il vivait dans le milieu extérieur. Ce milieu extérieur est remplacé, pour lui, par le cytoplasme de l'hôte.

Nous avons vu qu'une Coccidie intracellulaire avait son existence liée physiologiquement à celle de la cellule-hôte[1]. L'assimilation du parasite est une dépendance absolue de celle de la cellule, et quelle que soit la part du chimisme cellulaire dans cette assimilation, on peut dire que la cellule et le parasite ont associé leurs processus vitaux. La cellule n'est guère, pour le parasite, qu'un vestibule nutritif. Jusqu'à la formation de la capsule, la Coccidie assimile, s'accroît, fabrique des matières de réserve, désassimile aux dépens des ingesta de la cellule-hôte; et, dans ces conditions, le parasitisme de la Coccidie est une *symbiose* nutritive; l'association de la cellule et de la Coccidie, une *cytosymbiose*.

Il y a réellement équilibre économique. La présence du parasite, tant que ses dimensions ne sont pas trop considérables, n'annihile nullement les fonctions nutritives et même reproductrices de la cellule, et ne gêne en aucune façon les fonctions que cette cellule doit remplir dans l'organisme.

Cela s'observe déjà bien dans les cellules intestinales indifférentes, dont le cytoplasme est absolument de même structure dans les cellules parasitées que dans les cellules non infestées.

[1] Nous employons couramment les mots *cellule-hôte* et *intracellulaire*, au lieu de dire, ce qui serait préférable : *cytoplasme-hôte* et *intracytoplasmique*. La notion de *cytosymbiose* ou de *parasitisme intracellulaire* est, en effet, indépendante de la notion de *cellule;* les Coccidies sont plutôt des parasites épithéliaux que des parasites de cellules épithéliales, et se préoccupent souvent fort peu des cloisons cellulaires. Il ne faut donc pas prendre le mot *cellule-hôte* dans le sens d'une individualité morphologique primitive, mais d'une individualité physiologique secondaire.

Dans les cellules rénales ou hépatiques, la sécrétion continue comme si le parasite n'existait pas. La figure ci-contre montre une coupe de foie de Chiton où se trouvent de jeunes *Minchinia*. On peut voir que les cellules parasites ne diffèrent en rien des cellules non parasitées.

Dans le rein des *Helix*, on peut observer de même des cellules ciliées remplies par des *Klossia* volumineux, et dans lesquelles les cils vibrent exactement comme dans une cellule normale.



Fig. 17.
Épithélium de foie de Chiton renfermant de jeunes *Minchinia*.

Ces faits justifient notre hypothèse d'une harmonie symbiotique permettant au parasite de suivre le cours de son évolution, et à la cellule-hôte de continuer ses fonctions organiques.

Lorsque le parasite grandit et que sa présence distend les parois cellulaires, ces rapports symbiotiques ne sont pas changés, mais la cellule s'hypertrophie. L'accroissement mécanique du parasite n'est pas, du reste, la seule cause de cette hypertrophie. La cellule-hôte, en effet, doit puiser dans les milieux organiques une quantité nutritive N de plus en plus grande ; elle travaille plus qu'une cellule ordinaire non parasitée, d'où surexcitation de l'activité vitale, et ce surcroît de travail se traduit par l'hypertrophie cellulaire et nucléaire. Mais l'hypertrophie nucléaire est bientôt suivie de l'atrophie relative, progressive, du noyau de la cellule. En effet, outre le refoulement vers la basale qu'occasionne l'accroissement considérable de la Coccidie, le noyau voit sa nutrition réduite par l'augmentation en volume du parasite. Au point de vue de l'économie cellulaire, la Coccidie a pris la place du noyau et profite, par sa situation entre le plateau cuticulaire et le noyau de la plus

grande partie des substances nutritives qui devaient servir à la nutrition de ce noyau. Ce noyau, refoulé et anémié, se déforme, devient irrégulier, et, sans cesser d'avoir sa structure normale, marque une tendance à l'anémie. Vienne la Coccidie à disparaître, le noyau reprend sa forme normale. Mais cette anémie nucléaire ne se produit que lorsque la Coccidie est déjà de grande taille, et j'ai vu des noyaux parfaitement normaux dans des cellules qui hébergeaient deux ou trois Coccidies, tandis que d'autres étaient hypertrophiés. De l'ensemble de ces faits, nous pouvons conclure à un équilibre symbiotique.

Cet équilibre n'est pas établi du premier coup. Nous avons considéré, en effet, que la Coccidie était adaptée au milieu organique dans lequel elle vit, avec de simples relations de nutrition. Mais il y a, dans cette cytosymbiose, des relations plus complexes.

En effet, si l'on met en présence deux cellules, on constate toujours entre elles des forces attractives ou répulsives qui varient suivant la nature de ces cellules l'une par rapport à l'autre : cytotropismes, attractions sexuelles, phénomènes phagocytaires. A propos de la pénétration du sporozoïte, nous avions constaté que l'attraction du sporozoïte pour la cellule-hôte était due à un complexe de forces cytotropiques et chimiotropiques encore obscur, mais néanmoins réel, en même temps qu'à une nécessité vitale. La pénétration du sporozoïte est suivie immédiatement de la perte de la motilité, et, partant, ces forces cytotropiques ou chimiotropiques doivent être beaucoup diminuées ; mais elles ne peuvent être entièrement annihilées.

En second lieu, la cellule-hôte, comme toute cellule, doit avoir un pouvoir phagocytaire, c'est-à-dire chercher à digérer les particules solides, vivantes ou non, qui ont pénétré dans son cytoplasme ; c'est là une propriété générale des cellules.

Les premières phases de la pénétration des sporozoïtes rendent compte de ces actions complexes. Dès que le sporozoïte est entré dans la cellule, il s'arrondit, et autour de lui se différencie une zone

plus claire (p. 589, fig. 2), qui bientôt devient une vacuole. C'est une vraie vacuole alimentaire créée par la cellule autour du parasite. Il y a donc, dans cette vacuole, sécrétion d'un liquide alimentaire, un *enzyme* quelconque, auquel le parasite, qui ne paraît aucunement gêné par cette action, réagit par la sécrétion d'un *antienzyme*. On peut voir que la neutralisation de cet enzyme par cet antienzyme nous reporte encore à un équilibre cytosymbiotique[1].

Quoi qu'il en soit de ces diverses actions, on peut dire qu'elles se neutralisent par suite d'adaptations et d'accommodations qui varient dans chaque parasite et dans chaque hôte.

Le parasitisme intracellulaire des Coccidies est une cytosymbiose[2], une association harmonique résultant de la neutralisation des forces cytotropiques, chimiotropiques et phagocytaires, et permettant la régularité des échanges nutritifs entre une cellule et le parasite qui l'habite.

Ces idées expliquent quelle est la nécessité, pour une même Coccidie, d'abriter les premiers stades ou même la totalité de son évolution dans une même cellule-hôte. Cette cytosymbiose est une association *nécessaire* pour le parasite. De là résulte une spécificité parasitaire qui résulte de l'adaptation du parasite à la cellule-hôte. De là résulte aussi la difficulté de constituer à une Coccidie un milieu vital qui réalise les conditions de la cytosymbiose et, par suite, la difficulté des cultures[3].

Mais la spécificité parasitaire résulte aussi de l'adaptation de la cellule-hôte au parasite. Cette double adaptation ne s'est pas faite

[1] La capsule des Coccidies n'est pas une mesure de protection contre le pouvoir phagocytaire des cellules, puisqu'elle ne se forme que très tard dans la vie de la Coccidie, et seulement avant la sporulation. C'est une mesure de protection contre les liquides des cavités organiques ou les agents extérieurs ; et cette capsule n'intervient que lorsque la Coccidie va quitter l'épithélium. Chez les Coccidies qui sont toute leur vie intracellulaires, la capsule est toujours très mince.

[2] Nous disons *cytosymbiose* par abréviation de *cytozoosymbiose*, de même que Hémosporidies par abréviation de Hémocytosporidies.

[3] On peut naturellement cultiver des kystes déjà formés et les faire évoluer en spores et sporozoïtes. Mais ces sporozoïtes ne peuvent recommencer le cycle qu'à la condition d'être introduits chez l'hôte où ils peuvent se développer.

brusquement, et nous verrons, dans le chapitre suivant, comment elle a pu se faire phylogénétiquement.

Au début, il y a eu lutte, et cette lutte a persisté jusqu'à ce que la symbiose se soit établie et qu'il se soit produit une adaptation réciproque de l'hôte et du parasite. Si le parasite est adapté à un hôte, la pénétration du sporozoïte se fait, et, d'autre part, si l'hôte est adapté à ce parasite, la résistance de l'hôte est moins grande. De là résultent la possibilité de l'infection ou l'immunité.

Comme l'a très bien dit Mingazzini[1], la lutte entre deux organismes ne peut exister que si l'un cherche à devenir parasite de l'autre, et il y a lutte tant qu'ils ne se sont pas modifiés tous les deux, l'un pour donner l'hospitalité, l'autre pour la recevoir.

Mais, lorsque l'infection est possible, c'est que l'adaptation est faite et que la cytosymbiose est créée.

Dans ce cas, détruire l'équilibre physiologique de la cellule n'est pas fortifier celui de la Coccidie, mais, au contraire, le détruire.

Toutes les altérations fonctionnelles de l'hôte ont pour résultat l'affaiblissement du parasite.

Et, à ce point de vue, le parasite fait réellement partie de la cellule-hôte, non comme un corps étranger, non plus comme un organe, mais comme un *organoïde*, et sa vie physiologique est liée à celle de la cellule, comme celle d'un *Nebenkern*.

LA VARIATION PHYLOGÉNÉTIQUE CHEZ LES COCCIDIES.

L'étude des relations de la Coccidie avec la cellule-hôte nous a amené à cette conclusion que les deux organismes étaient adaptés à la vie commune et que, sans cette adaptation, l'infection et, par suite, la cytosymbiose ne pouvaient exister.

Mais nous ajoutions que la spécificité parasitaire, conséquence de

[1] Nous ne saurions trop approuver les vues intéressantes que P. Mingazzini a publiées sur le parasitisme, bien que cet auteur n'ait pas toujours raison en ce qui concerne la non-importance de la phagocytose (*Rec. Fatt. Univ. Roma*, III, fasc. 3, 1893).

l'adaptation, n'existait que dans l'ontogénie et que, phylogénétiquement, elle n'existait pas.

La variation spécifique étant fonction d'une adaptation à d'autres conditions de vie, et cette variation ne pouvant avoir lieu que d'une façon lente et continue, il nous faut voir quelles peuvent être les conditions des variations individuelles et ces variations elles-mêmes et voir si l'étude de ces variations ne pourrait pas nous donner des indications sur la phylogenèse des Coccidies.

I. — L'étude spécifique des Coccidies montre que les variations individuelles sont assez nombreuses chez une même espèce pour que la classification soit assez difficile. Etudions tout d'abord ces variations et cherchons à quelles causes on peut les attribuer.

Les variations cytoplasmiques et nucléaires sont bien difficiles à apprécier. De ce que certains stades intracellulaires de *Coccidium tenellum*, par exemple, sont colorés en vert, ou jaune verdâtre, ou vert noirâtre, tandis que, chez d'autres, le protoplasme est clair ou grisâtre; de ce que les granules plastiques d'une Coccidie peuvent varier de taille, de grandeur et surtout de composition chimique sous l'influence de la nutrition de l'hôte, nous pouvons conclure que *les variations plasmatiques d'une Coccidie sont fonction de l'état physiologique de l'hôte.*

Plus appréciables sont les variations capsulaires et il est facile de voir que ces variations se produisent pendant le stade intracellulaire. A l'origine, la capsule se moule sur le cytoplasme de la cellule-hôte. Chez les Coccidies piscicoles, dont toute l'évolution est intracellulaire, la capsule est toujours mince et subit, de même que celle des *Pfeifferia,* de nombreuses modifications de forme. Nous avons déjà vu qu'un bon nombre de *Coccidium* (*C. perforans*, *C. oviforme*, *C. tenellum*, *C. viride*, etc.) avaient au moins trois formes capsulaires différentes; chez *C. Delagei* et *C. proprium*, nous trouvons deux formes capsulaires fondamentales[1].

[1] J'ai pensé qu'il serait intéressant d'étudier les variations capsulaires d'une même espèce de *Coccidium* chez un très grand nombre d'hôtes, de façon à établir une

Une bonne part des conditions ultérieures de la sporulation est déterminée par l'influence de la nutrition de l'hôte sur les stades intracellulaires. Nous avons déjà vu que, chez les *Pfeifferia*, la distinction des kystes à macrosporozoïtes et à microsporozoïtes se dessine de bonne heure, que les premiers sont riches en granules plastiques et ont un abondant cytoplasme, que les seconds n'ont qu'un cytoplasme pauvre, vacuolaire, avec de très petits granules plastiques ; qu'avant même la division du noyau, chacun d'eux était en quelque sorte prédestiné à fournir soit l'une, soit l'autre sorte de sporozoïtes.

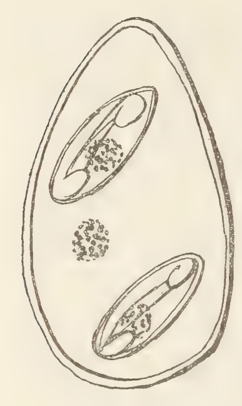


Fig. 19.
Spore disporée de *Coccidium tenellum.*

Il en est de même chez *Klossia Eberthi*, qui peuvent fournir des macrospores et des microspores.

Chez les Coccidies à développement exogène, il peut se produire de nombreuses anomales dans la forme et le nombre des spores. Cela dépend du milieu extérieur où la sporulation s'effectue ; artificiellement, on peut obtenir des spores anormales ou avortées avec des milieux de culture spéciaux. J'ai ainsi obtenu des *Coccidium perforans* à deux et trois spores, des *C. tenellum* à deux spores, des *C. proprium* à deux spores[1] et trois spores.

courbe de variations comme celle de Galton ; mais ici les conditions particulières de l'hôte jouent un rôle trop important pour qu'on puisse les négliger, et ces conditions spéciales enlèvent aux résultats une partie de leur valeur. Les chiffres que j'ai ainsi obtenus chez quelques espèces (*Coccidium perforans, Diplospora Lacazei, Coccidium roscoviense*) n'offrent donc pas un réel intérêt.

[1] Les *Coccidium proprium* dont il s'agit se trouvaient dans l'intestin d'un jeune *Triton cristatus* encore pourvus de branchies externes que j'avais voulu adapter à l'eau de mer ; le Triton y vécut fort bien environ trois semaines ; lorsque je le tuai, il vivait depuis quelques jours dans l'eau de mer pure ; il avait grandi et avait perdu ses branchies externes. A l'autopsie, je trouvai de nombreux *Coccidium proprium* contenant spores et sporozoïtes, dont *pas un* n'était normal. Cela est d'autant plus curieux que *Coccidium proprium* est une Coccidie exogène. Mais je ne voudrais pas affirmer que ce fût là un effet direct du changement de milieu de l'hôte.

Il faut rapprocher de ces cas tératologiques les spores avortées de *Klossia Eberthi*. Dans ce cas aussi, l'avortement provient peut-être d'un défaut de nutrition.

Chez les Polyplastidées, les sporulations tardives ou précoces proviennent certainement encore d'influences de nutrition.

En résumé, les variations individuelles, quelque petites qu'elles soient, doivent se traduire de bonne heure chez les stades intracellulaires et, en particulier, les variations dans la répartition des plasmas et, par suite, dans l'orientation des spores.



Fig. 18.
Spore disporée de *Coccidium proprium*.

Lorsque la sporulation a lieu dans les cavités organiques, l'influence de la physiologie de l'hôte se fait encore sentir. Et ce n'est que dans quelques cas, lorsque la sporulation est exogène, que les agents extérieurs peuvent avoir quelque action sur le développement de la Coccidie ; encore cette action ne peut-elle prévaloir entièrement sur l'orientation déjà déterminée de la sporulation.

En résumé, le facteur important de la variation individuelle est l'influence directe de la physiologie de l'hôte ; ce qu'on peut formuler ainsi :

La variation individuelle du parasite est fonction de la variation physiologique de l'hôte[1].

II. — Généralement, chez un même animal, c'est un même organe qui est infesté par la Coccidie. Cependant, on peut prévoir que, chez un même animal, un sporozoïte puisse pénétrer accidentellement dans un autre organe et s'y développer.

[1] On sait que chez les Insectes, pendant le passage de l'état larvaire à l'état adulte, les Grégarines subissent une modification considérable de leur évolution et passent dans la cavité générale à l'état de kystes cœlomiques. Les belles recherches d'Aimé Schneider et de Léger ont donc montré que *chez les Grégarines, la variation ontogénétique du parasite est fonction des transformations larvaires de l'hôte.*

Chez le Lapin, nous trouvons dans l'intestin *Coccidium perforans* et, dans le foie, nous rencontrons un autre *Coccidium*, *C. oviforme*, qui en est si voisin que, n'était son habitat différent, on pourrait dire que c'est un *C. perforans*. *Coccidium oviforme* est certainement dérivé de *C. perforans;* cette Coccidie ne se distingue de la Coccidie intestinale que par une plus grande taille, l'absence de reliquat cystal et la moins grande rapidité de développement des spores. Ces différences s'expliquent par la différence de l'habitat, qui est la cellule hépatique dans un cas, la cellule intestinale dans l'autre.

De même, *Coccidium truncatum*, du rein de l'Oie, n'est peut-être qu'une forme de *C. tenellum*[1] adaptée à la cellule rénale.

En résumé, l'adaptation du parasite à des cellules-hôtes différentes peut être une cause de variation et cette variation n'est déjà plus une variation individuelle, mais déjà une variation spécifique.

Nous trouvons donc là un passage entre la variation individuelle et la variation spécifique.

III. — Nous avions formulé, dans un chapitre précédent, qu'une Coccidie déterminée ne pouvait vivre et évoluer en dehors d'une cellule déterminée d'un hôte déterminé. Nous avions trouvé la preuve de cette proposition dans les infections expérimentales.

Mais ce n'est point là une loi absolue ; il est évident qu'une infection artificielle brutale ne peut donner de résultats. C'est, en réalité, l'immunité de l'hôte qui crée la spécificité du parasite ; une accoutumance lente, une analogie de conditions de milieu et de vie peuvent amener la réussite de l'infection, le parasite s'étant adapté à un nouvel hôte, de même que cet hôte au parasite. Lorsque nous essayons une infection expérimentale, nous opérons sans aucun des ménagements biologiques si nombreux que la nature a pu apporter.

Ce qui prouve bien que cette loi de la spécificité parasitaire, vraie expérimentalement, est fausse phylogénétiquement, c'est la compa-

[1] On trouve, en effet, dans l'intestin de l'oie une Coccidie qui se rapporte à *Coccidium tenellum*.

raison des formes d'un même genre de parasites et l'étude des variations morphologiques.

Il est, en effet, des *types* de Coccidies qui correspondent à une adaptation zoologique, et cette adaptation zoologique ne provient certainement que d'une adaptation d'une même Coccidie à des hôtes différents d'espèces, mais voisins par leur genre de vie, leur mode de nutrition ou leur place dans l'échelle zoologique.

Considérons, par exemple, les espèces du genre *Coccidium*.

Voici un premier type, *Coccidium perforans*, qui vit dans l'intestin du Lapin, et qui ne diffère de *C. oviforme* (du foie du même animal) que par des caractères secondaires; à ce *C. perforans*, se rapportent le *C. bigeminum* du Chien, du Chat, du Putois; *C. falciforme* de la Souris ; *C. viride* des Chauves-souris; *C. hominis*, etc.

Y a-t-il réellement des différences si importantes entre ces *Coccidium ?* Les *Coccidium* des Oiseaux (*C. tenellum*, *C. roscoviense*, *C. Pfeifferi*, *C. truncatum*) oscillent autour de *C. tenellum*, et cette Coccidie elle-même diffère fort peu de *C. perforans*. Tous ces *Coccidium* présentent à peine quelques modifications : absence ou présence d'un reliquat cystal (du reste, toujours très petit), capsules variant entre 18 et 40 μ.; habitat chez les Mammifères et les Oiseaux, et presque toujours dans l'intestin.

Chez les Vertébrés d'eau douce, *Coccidium Delagei*, des Tortues d'eau douce, et *C. proprium* du Triton, nous montrent un deuxième type caractérisé par une forte réfringence et un grand reliquat cystal. Chez les Poissons, un troisième type nous est présenté par *Coccidium gasterostei* et *C. sardinæ*, qui font passage aux *Goussia* à spores bivalves et très réfringentes.

Voici donc, chez les Vertébrés seulement, un genre, le genre *Coccidium*, dont on suit les transformations dans les diverses classes, par des transitions graduées qui s'expliquent, d'une part, par la place zoologique de l'hôte; d'autre part, par le mode de vie et la nature de l'alimentation.

Chez tous les petits Poissons qui vivent à la côte dans les herbiers

(Blennies, Cottes. Lépadogasters, Crénilabres, etc.), se retrouve la même Coccidie, *Goussia variabilis*, mais avec des caractères en quelque sorte propres à chaque espèce d'hôte, et ces caractères sont si peu importants (grandeur de capsule, etc.), qu'on ne peut même pas en créer des variétés.

De même, chez tous les Passereaux, se retrouve le *Diplospora Lacazei*[1] avec des caractères de capsule ou de longueur d'évolution extrêmement variables. On pourrait multiplier ces exemples. Ils nous suffisent pour pouvoir émettre cette proposition :

La variation phylogénétique du parasite est fonction d'une adaptation à un nouvel hôte.

IV. — Il nous paraît évident, et nous le verrons plus loin, que les Coccidies doivent être considérées comme des Grégarines qui sont privées de stade libre, et dont l'enkystement a lieu dans les tissus mêmes de l'organe où elles sont parasites. A ce point de vue, il n'y a pas de différence entre les Polyplastidées digéniques et certaines Grégarines cœlomiques des Invertébrés marins ; la forme des kystes, le grand nombre des spores, le nombre des sporozoïtes, concordent absolument, et nous trouvons même, chez les *Minchinia,* des spores pourvues de prolongements cuticulaires, fait fréquent chez les Grégarines. Ces *Minchinia* sont intéressants comme formes de passage, car il faut noter que les spores des Coccidies sont absolument dépourvues, en général, d'appendices d'aucune sorte[2].

Les Klossiées nous conduisent aux *Barroussia* monozoïques et aux *Adelea* dizoïques ; mais il ne serait pas impossible que les Grégarines des Arthropodes d'eau douce ou terrestres aient donné directement naissance aux Coccidies parasites des mêmes animaux, tandis que les Coccidies des Mollusques marins dériveraient directement d'une transformation de Grégarines marines.

[1] On peut retrouver la même variété de *Diplospora* chez tous les Passereaux d'une même volière ou habitant chez un même marchand d'oiseaux.

[2] Les sporoductes n'ont été signalés que chez *Gymnospora,* Coccidie douteuse (p. 559).

Il nous faut noter que les Coccidies polyplastidées des Arthropodes marquent une progression notable sur celles des Mollusques, par la réduction du nombre des spores et la réduction du nombre des sporozoïtes, qui, dans quelques cas, devient fixe.

Cette réduction s'accentue chez les *Cyclospora*, parasites des Myriapodes, qui sont des disporées di- et tétrazoïques. Dans le groupe des Mollusques, nous trouvons également une *Isospora* disporée.

En résumé, chez les Invertébrés, nous trouvons des Coccidies de divers types, paraissant provenir de Grégarines de type cœlomique, dont la migration vers le cœlome ne s'est pas effectuée.

Mais, d'une façon générale, les Coccidies sont surtout des parasites de Vertébrés, qui, eux, ne présentent pas de Grégarines.

Chez les Poissons, les Coccidies, très abondantes, sont surtout des *Goussia* ou des *Coccidium* tétrasporés et dizoïques. Nous trouvons un passage dans les Grégarines des Ascidies et de l'*Amphioxus* (Coccidie ? Grégarine ? p. 560).

Il y a un *Coccidium* chez les Vertébrés d'eau douce (*C. proprium* et *C. Delagei*), tandis que toutes les Coccidies des Vertébrés terrestres oscillent autour d'un type qui peut être représenté par *C. perforans*. Le genre *Diplospora* disporée, mais tétrazoïque, n'est sûrement qu'une modification de *C. tenellum*, tétrasporé et dizoïque.

Enfin, que la théorie du dimorphisme soit vraie ou non, il est certain que toutes les Monogéniques par régression, ou plutôt par simplification du stade évolutif, dérivent des Digéniques. Les *Rhabdospora* dérivent certainement des *Goussia*, les *Pfeifferia* et les *Eimeria* des autres Coccidies digéniques. Les kystes tératologiques des *Klossia* sont expressifs sur ce sujet, et si la théorie du dimorphisme ne paraît pas exacte ontogénétiquement, elle est sûrement vraie phylogénétiquement.

D'une façon générale, les formes oligosporées ont dû provenir de formes polysporées, les formes dizoïques ou monozoïques de formes polyzoïques. La réduction de taille des Oligoplastidées provient sans doute de l'habitat devenu plus exclusivement intracellulaire ; les

formes monogéniques dérivent des digéniques, et, enfin, les sporulations exogènes sont apparues chez les animaux amphibies ou terrestres, comme une nécessité secondaire de l'infection.

Partout, nous voyons persister le mode de reproduction par division intracellulaire, comme un retour à une forme simple de reproduction et une nécessité de l'autoinfection.

D'une façon générale, les transformations phylogénétiques des Coccidies paraissent liées aussi bien au mode de vie, aux mœurs, à la biologie des hôtes qu'à leur place dans l'échelle zoologique.

V. — La phylogénie des Sporozoaires est intéressante à étudier, parce qu'on suit pas à pas le développement du parasitisme intracellulaire.

Supposons un sporozoïte idéal pénétrant dans l'épithélium intestinal d'un Invertébré marin; il traverse la muqueuse, la sous-muqueuse, l'épithélium péritonéal, tombe dans la cavité générale. Là, il grandit, devient une Grégarine monocystidée ; dans ce cas, il peut même pénétrer dans un organe cœlomique. Il s'enkyste, sporule, et les spores sortent par un orifice naturel. C'est le cas des Grégarines monocystidées des Annélides.

Supposons que ce même sporozoïte ne puisse pas pénétrer la sous-muqueuse, qu'il soit forcé de s'arrêter dans l'épithélium intestinal. Là, il s'arrondit, s'accroît, et par simple accroissement mécanique, se trouve dans la sous-muqueuse; son kyste fait hernie dans la cavité générale, où il tombe à l'état de kyste cœlomique. Il a perdu ses caractères de Grégarine libre et sa motilité (*Urospora*, *Cystobia*).

Supposons, enfin, que ce sporozoïte, après avoir grandi dans la muqueuse, ne puisse pas traverser la sous-muqueuse, fasse hernie dans la cavité intestinale. Là il continue à grandir, et comme il se trouve dans un milieu convenable, il se transforme en une Grégarine mobile avec fibrilles myophaniques. C'est le cas des Grégarines des Arthropodes. Un retour à la forme antérieure a lieu, lors de la métamorphose, par les kystes cœlomiques. Que ce sporozoïte persiste dans l'épithélium où il a pénétré, s'adapte à la vie intracellu-

laire, nous avons une Coccidie. (Chez les Grégarines jeunes, intracellulaires, de même que chez les Coccidies, les fibrilles myophaniques ne se développent pas.)

Enfin, les Hémosporidies nous présentent le très intéressant intermédiaire d'un sporozoïte qui, ayant pénétré dans un vaisseau sanguin de Vertébré, se trouve dans le cas d'une Grégarine cœlomique; il utilise les éléments figurés du sang pour achever son développement en une petite Grégarine monocystidée, puis sort dans le sérum, peut même s'y conjuguer. Seulement, le cours rapide du sang étant un obstacle à sa sporulation directe dans le sérum, cette petite Grégarine pénètre de nouveau dans quelque cellule d'un organe hématopoiétique, où le sang est forcé de ralentir son courant, s'y enkyste et se reproduit comme une petite Coccidie monogénique.

Quant aux Gymnosporidies, peut-être dérivent-elles des Coccidies par l'intermédiaire de formes dégradées comme les Acystidées (*Karyophagus*). Ces dernières ne sont, en effet, que des Coccidies monogéniques non capsulées.

Cette vue d'ensemble montre l'homogénéité parfaite de ce groupe des *Cytosporidies* que nous avions créé (1894).

Les Myxosporidies et les Sarcosporidies, par leur tendance à prendre la forme de tubes ou de fuseaux, caractère qui, s'il n'était probablement dérivé de la forme des tissus musculaires ou conjonctifs parasités, serait plutôt un caractère végétal, par leur sporulation spéciale, par les nématocystes de leurs spores, ont probablement (?) une autre origine que les Cytosporidies et semblent être apparentées aux Myxomycètes, ou à des organismes comme l'*Amœbidium*.

VI. — Dans ce qui précède, nous n'avons pas la prétention d'élucider l'origine phylogénétique des Coccidies, mais nous donnons seulement un aperçu sur cette origine possible.

En effet, les grandes vues phylogénétiques ne peuvent guère s'appuyer sur des faits précis. Autant il est intéressant et utile de suivre les variations phylogénétiques dans un petit groupe, dans quelques

genres et quelques espèces groupées, autant il est difficile de faire la phylogénie d'un grand groupe, où les phénomènes de convergence et d'adaptations secondaires viennent se confondre avec les variations d'un même type. Il est possible de suivre la filiation de la plupart des Cytosporidies, mais, quelle que soit l'origine de l'ensemble des Sporozoaires, il est peut-être difficile de les rattacher tous au même point d'origine.

Probablement, les Sporozoaires descendent de formes libres devenues parasites cavitaires, puis parasites cellulaires.

Hæckel, qui donne aux Sporozoaires une origine commune avec les Chytridinées (*Fungillaria*), les regarde comme « des amibes animales, qui, en s'accoutumant à la vie parasitaire, se sont revêtues d'une membrane sécrétée par leurs propres cellules [1] ».

Peut-être les Grégarines, par leur tendance au cloisonnement cellulaire, leur division mitotique sans membrane (à l'encontre de tous les autres Protozoaires), par leur motilité très grande en dépit du parasitisme, par leur cuticule et leurs couches myophaniques très développées, enfin par leur sporulation si voisine d'une segmentation et précédée d'une réduction karyogamique; peut-être, dis-je, les Grégarines ne présentent-elles, avec les Protozoaires voisins, que de simples rapprochements de convergence. Peut-être, alors, faudrait-il attribuer aux Grégarines, et par suite aux Coccidies et aux formes affines, une origine plus haute. Mais la distance est encore assez grande avec les Dicyémides et les Métazoaires les plus inférieurs, pour qu'on puisse être très réservé sur une hypothèse semblable.

[1] Hæckel, *Histoire de la création des êtres organisés*, 1874, édit. franç., p. 448. — *Phylogénie des Protisten*, Iéna, 1895.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE XII.

STADE INTRACELLULAIRE. DIVISIONS INTRACELLULAIRES.

FIG. 1. Coupe d'intestin de *Triton cristatus* jeune, infesté de *Pfeifferia Tritonis*. N, noyaux de l'épithélium; *cu*, cuticule des cellules épithéliales. Les cinq cellules représentées renferment une douzaine de parasites ; *sp*, représentent des macrosporozoïtes pénétrés dans l'épithélium et entourés déjà d'une vacuole, mais non encore arrondis. Un des parasites s'est divisé en trois autres. De plus grands stades se trouvent entourés d'une capsule. *n*, noyau du parasite ; *pg*, granulations pigmentaires ; *gg*, granulations graisseuses ; *k*, capsule. Fixation au liquide de Flemming; coloration à l'hématoxyline-aurantia.

2. Jeunes stades de *Diplospora Lacazei* en voie de division intracellulaire ; α, β, γ, δ, ε, θ, représentent divers stades de la division du noyau. Liqueur de Hermann ; hématoxyline.

3. Cellule isolée de l'intestin de Poulet renfermant quatre *Coccidium tenellum*. N, noyau de la cellule. Un des parasites a divisé son noyau.

4. Coupes d'intestin de *Fringilla cælebs* renfermant des *Diplospora Lacazei*. En K, un parasite encapsulé. Quelques parasites sont en voie de division, l'un d'eux commence à former sa capsule. N, noyau de la cellule. Liqueur de Flemming, hématoxyline, aurantia.

5. *Pfeifferia princeps*. Divisions intracellulaires dans un cas d'infection aiguë d'un jeune Lapin. Sublimé acétique, safranine.

6. *Pfeifferia princeps*. Divisions intracellulaires. En N, le noyau de la cellule.

7. Kyste isolé de *Pfeifferia Tritonis* montrant de très petits granules plastiques et des vacuoles.

8. Kyste de *Diplospora Lacazei* du Moineau montrant des granules plastiques et un cercle de granules chromatoïdes.

9. Le même, isolé et présentant en *gc* des granules chromatoïdes, en *gp* des granules plastiques dissociés.

10. Granulations isolées ; *gp*, granules plastiques de *Diplospora* à l'état frais et colorés ; *gb*, granules de *Bananella Lacazei* (hématoxyline-éosine).

11. Kyste de *Coccidium roscoviense* (*Charadrius cantianus*) avec nombreux granules chromatoïdes. N, noyau de la cellule-hôte.

12. Kyste de *Coccidium roscoviense* (*Actitis hypoleucos*) avec granules chromatoïdes.

13. Kyste de *Coccidium roscoviense* (*Tringa alpina*).

14. Kyste de *Crystallospora Thelohani* avec granules de Thélohan et granules plastiques.

15. Stade intracellulaire de *Goussia Motellæ* avec granules de Thélohan.

16. Coupe d'intestin d'*Ammodytes tobianus* montrant une *Goussia* géminée. N, noyaux de l'épithélium ; *gg*, granulations graisseuses.

17. Coupe d'intestin de *Charadrius cantianus* montrant un stade intra-épithélial et de nombreux *Coccidium roscoviense* dans le tissu conjonctif sousmuqueux.

18-19. Kystes de *Bananella Lacazei* avec granules carminophiles et granulations spéciales.

FIG. 20. Coupe d'intestin de *Sepia officinalis* montrant une *Klossia Eberthi* intracellulaire; *c*, cytoplasme aréolaire; *n*, noyau; N, noyaux de l'épithélium.

PLANCHE XIII.

PFEIFFERIA TRITONIS.

FIG. 1. Cellule épithéliale de Triton montrant une *Pfeifferia* jeune. *n*, noyaux en voie de prolifération ; *gg*, granulations graisseuses ; *p*, pigment ; N, noyau de la cellule-hôte un peu déformé par la pression du parasite.

2. α, β, noyaux de *Pfeifferia* en voie de division.

3. Kyste montrant de nombreux noyaux périphériques d'archéspores.

4. Autre kyste montrant le soulèvement du protoplasme autour des noyaux des archéspores.

5. Même kyste que figure 3, en coupe. K, capsule ; *n*, noyaux des archéspores ; *rc*, reliquat cystal.

6 et 7. Formation des sporozoïtes à la surface de la Coccidie. *n*, noyaux.

9, 10, 11. Kystes à macrosporozoïtes. *cu*, cuticule de la cellule ; N, noyaux.

8, 13. Kystes à microsporozoïtes ; la figure 13 représente une coupe. *rc*, reliquat.

12. Coupe de l'épithélium intestinal d'un Triton montrant de nombreuses *Pfeifferia*. *cu*, cuticule ; N, noyaux de l'épithélium ; *c*, sporozoïtes encore peu déformés ; c_2, Coccidie en voie de division. La figure montre trois kystes à microsporozoïtes ; *k*, capsule ; *rc*, reliquat ; *s*, sporozoïtes dont beaucoup sont vus en coupe.

14. Macrosporozoïtes, α, β, γ.

15. Microsporozoïtes. α, encore attachés au reliquat *rc* ; β, isolés et libres dans la cavité intestinale.

PLANCHE XIV.

PFEIFFERIA, EIMERIA, RHABDOSPORA.

FIG. 1. Kyste de *Pfeifferia gigantea* avec granules plastiques en 1_2, noyau isolé ; *gp*, granules plastiques ; *gc*, granules chromatoïdes ; *n*, noyau.

2. Grand kyste isolé avec vacuoles.

3. Noyaux des archéspores en voie de prolifération.

4. Kyste avec nombreux sporozoïtes.

5. Portion latérale du même.

6-7. Sporozoïtes isolés, vus à des grossissements différents.

8. *Pfeifferia princeps*. Stades jeunes.

9. *Pfeifferia princeps*. Stade à deux noyaux.

10-11. Stades plus avancés de la même montrant les archéspores et les sporozoïtes.

12 et 16. *Pfeifferia avium*. Kystes à microsporozoïtes.

13. Microsporozoïtes de *Pfeifferia avium*.

14. Macrosporozoïtes de la même.

15. Macrosporozoïtes de *Pfeifferia princeps*.

17-18. *Eimeria Schneideri*. Deux stades et sporozoïte isolé. k_1 et k_2, les deux capsules.

19 et 21. Sporozoïtes isolés de *Rhabdospora Thelohani*.

20. Cellule isolée de l'intestin de *Motella tricirrata* montrant un kyste de *Rhabdospora*.

Fig. 22. Coupe d'intestin de *Motella* montrant deux kystes de *Rhabdospora*.
23. Deux kystes coupés transversalement.
24. Coupe d'intestin d'*Ammodytes tobianus* montrant des *Rhabdospora*.

PLANCHE XV.

SPORULATION CHEZ « KLOSSIA EBERTHI ».

Fig. 1. Stade très jeune montrant la structure du noyau N, le karyosome *k* et le cytoplasme *p*. Hématoxyline-safranine.
2. Stade plus âgé ; en *c*, centrosomes (?).
3. Stade à noyau irrégulier; le suc nucléaire s'est répandu dans tout le noyau ; en *k*, karyosomes en voie de dégénérescence.
4. Structure d'un karyosome en voie de régression.
5. Un karyosome à l'état frais montrant les radiations déjà décrites par Schneider.
6. Noyau montrant le bourgeonnement des karyosomes primaires et leur régression dans le suc nucléaire.
7. Karyosome dégénéré.
8. Noyau avec karyosome. Apparition de quelques karyosomes secondaires sur la paroi nucléaire.
9. Noyau irrégulier avec karyosome primaire. *k*, karyosomes secondaires ; k^1, et réapparition de la chromatine.
10, 14, 15, 16. Réduction chromatique ; *k*, karyosome ; N, noyau ; *g*, chromatine émigrée.
11, 12, 13. Divers noyaux montrant le karyosome sorti du noyau par rupture de la membrane et de nombreux karyosomes secondaires.
17. Réorganisation du noyau en N ; en *v*, suc nucléaire ; en *p*, chromatine émigrée.

PLANCHE XVI.

SPORULATION DE « KLOSSIA EBERTHI » (*Suite*).

1. Stade de réorganisation du noyau. *cr*, chromosomes ; *v*, suc nucléaire.
2. Noyau en voie de division. *cr*, chromosomes.
3, 4, 5. Stades de la division du noyau.
6. Fuseau biconique.
7. Le même plus grossi. *c*, centrosomes.
8-11. Diverses formes de mitoses.
12-13. Stade à deux noyaux.
14. Migration des noyaux vers la périphérie. *n*, noyaux.
15. Kyste avec noyaux des archéspores formés à la périphérie.
16. Kyste avec archéspores.
17-18. Archéspores.

Coupes d'intestin de la Seiche fixées au Flemming, colorées à l'hématoxyline-safranine.

PLANCHE XVII.

SPORULATION.

Fig. 1. Kyste de *Klossia helicis* avec archéspores formées.
2. Kyste d'*Adelea ovata* avec sporozoïtes formés dans les spores.
3. Kyste de *Minchinia*. Les noyaux sont en voie de division.

Fig. 4. Kyste de *Coccidium* (*Lamna cornubica*) montrant le noyau en mitose. *c*, centrosomes.

5-11. Formation des archéspores chez *Diplospora Lacazei* (Chardonneret). De 5 à 9, division du noyau ; 10-11, segmentation.

12-15. Formation des archéspores chez *Coccidium perforans.*

16. Formation des archéspores chez *Coccidium Delagei. rc*, reliquat cystal.

17. Formation des archéspores chez *Coccidium proprium.*

18. Kyste de *Coccidium roscoviense* montrant en *g* les globules polaires (?).

19. *Goussia Motellæ.* Stade jeune.

20. *Goussia lucida.* Stade tétrasporé.

21. *Goussia variabilis* montrant quatre spores et deux globules polaires (?) en *g*.

22. *Goussia Motellæ.* Stade tétrasporé.

23. Division du noyau chez *Bananella Lacazei.*

24-25. Stade des archéspores et des spores.

26. Kyste à l'état frais.

PLANCHE XVIII.

SPORES.

Fig. 1-12. Formation des sporozoïtes dans la spore de *Klossia Eberthi. n*, noyau; *ep*, épispore ; *en*, endospore ; *c*, centrosome ; *sp*, sporozoïtes.

13. Spore de *Klossia helicis* renfermant cinq sporozoïtes *sp* et un reliquat sporal.

14. Spore d'*Adelea ovata* avec deux sporozoïtes, un reliquat sporal *sp* et deux globules polaires.

15. Spore d'*Adelea ovata* en voie de déhiscence.

16-20. Spores d'*Hyaloklossia Lieberkuhni* montrant la formation de deux ou quatre sporozoïtes. *rs*, reliquat sporal.

21-22. Spores de *Bananella Lacazei. sp*, sporozoïtes ; *ep*, épispore ; *en*, endospore.

23. Coupe transversale d'une spore de *Bananella Lacazei* montrant en *n* la coupe des noyaux des deux sporozoïtes.

24-25. Spores de *Goussia clupearum* (Maquereau) à l'état frais et colorées.

26. Spore de *Goussia variabilis* dizoïque.

27. Spore de *Goussia Motellæ* dizoïque.

28. La même à l'état frais.

29-31. Spore de *Crystallospora Thelohani. ep*, épispores ; *en*, endospore.

32-36. Formation des sporozoïtes dans la spore de *Diplospora Lacazei.*

37. Sporozoïtes divers isolés.

38. Coupe d'épithélium de l'intestin de Triton montrant la pénétration des sporozoïtes dans l'épithélium.

SUR

LA SAIGNÉE RÉFLEXE ET LES MOYENS DE DÉFENSE

DE QUELQUES INSECTES

PAR

L. CUÉNOT

Professeur adjoint à la Faculté des Sciences de Nancy.

(Travail couronné par l'Institut de France : prix Thore.)

La saignée réflexe est un phénomène aussi curieux que l'autotomie réflexe, si bien connue depuis les beaux travaux de Fredericq. Qu'un animal rejette au dehors une portion notable de son propre sang, ou qu'il sectionne spontanément un membre attaqué, ce sont certes des processus aussi inattendus et, en apparence, aussi illogiques l'un que l'autre. La saignée réflexe est du reste assez rare : on ne la connaît que chez un certain nombre d'Insectes (Coléoptères, Orthoptères), chez la plupart des Oligochètes terricoles (rejet de liquide cœlomique par les pores dorsaux), et enfin chez quelques Lézards américains (rejet de sang par les yeux chez les *Phrynosoma*). J'ai cherché ici à en élucider le mécanisme et le rôle chez les Insectes, et j'ai été naturellement amené à étudier les autres moyens de défense, qui ne peuvent guère en être séparés. Pour les Oligochètes, je renvoie à un travail sur la physiologie de ces êtres, où j'ai examiné en détail ce phénomène. Quant aux Lézards, n'ayant pas d'observations nouvelles, je me borne à rappeler le fait et à renvoyer aux mémoires de Hernandez, Dugès, Wallace et Hay.

Tous les noms génériques et spécifiques que j'emploierai dans

cette étude sont conformes, pour les Insectes d'Europe, à ceux du *Catalogus Coleopterorum Europæ* de Heyden, Reitter et Weise (1891), le meilleur catalogue synonymique actuel. Cet avertissement n'est pas inutile, car les entomologistes se sont livrés à de telles fantaisies qu'il est impossible de s'y retrouver, à moins d'être spécialiste : les Ptines sont maintenant des *Bruchus* E. Geoffroy, pendant que la Bruche du pois est devenue un *Mylabris* E. Geoffroy ; les Téléphores sont appelés *Cantharis* L., tandis que les Cantharides deviennent des *Lytta* F. ; qui reconnaîtra les vulgaires *Lina* sous leur nom actuel de *Melasoma* Steph. ? Il n'est que temps de sortir d'un pareil gâchis, par une application inflexible de la loi de priorité [1].

I. COLÉOPTÈRES.

Les Coléoptères dont je m'occuperai dans ce travail, Chrysomélides, Coccinellides et Vésicants, possèdent de multiples moyens de défense, que je classerai sous quatre chefs : cuirasse chitineuse, sécrétions de glandes tégumentaires, mort apparente et enfin saignée réflexe.

Sécrétions de glandes tégumentaires. — Les Vésicants et les Coccinelles présentent dans leurs téguments, surtout dans les élytres et les pattes, des glandes qui sécrètent des produits défensifs d'odeur ou de goût repoussants. L'odeur des *Meloe* est très faible et plutôt agréable pour l'Homme, mais elle a une action répulsive très efficace sur les Carabes, comme nous le verrons plus loin ; les Cantharides (*Lytta*) ont une odeur prononcée rappelant tout à fait l'odeur de Souris, et suffisamment pénétrante pour qu'on puisse reconnaître à quelques mètres de distance la présence d'un grand nombre de Cantharides ; enfin, lorsqu'on goûte les élytres de *Coccinella*, on perçoit

[1] Je suis très heureux de remercier les entomologistes qui m'ont aidé, par leurs conseils et leurs envois, à mener ce travail à bonne fin : M. le docteur Sériziat, de Nancy, M. de Peyerimhoff, qni a revu mes déterminations, M. Finot, qui m'a fait part de documents inédits sur *Eugaster*, et le R. P. Pantel, qui a bien voulu m'envoyer à plusieurs reprises des Insectes d'Espagne, et m'a communiqué ses excellentes observations sur la saignée réflexe des *Ephippiger*.

une saveur âcre et désagréable, et l'on sait que les Coccinelles répandent à l'état normal une odeur forte et repoussante (on perçoit facilement cette odeur lorsque de grandes masses de Coccinelles sont rassemblées, comme cela arrive quelquefois) ; il est probable que c'est un même produit qui cumule ces deux propriétés. Les glandes sécrétrices sont évidemment celles que Leydig a décrites dans les téguments des Coléoptères (*Coccinella*, *Timarcha*, *Meloe*, etc.), et qui sont répandues sur les membres, les élytres, la tête, etc. ; ce sont

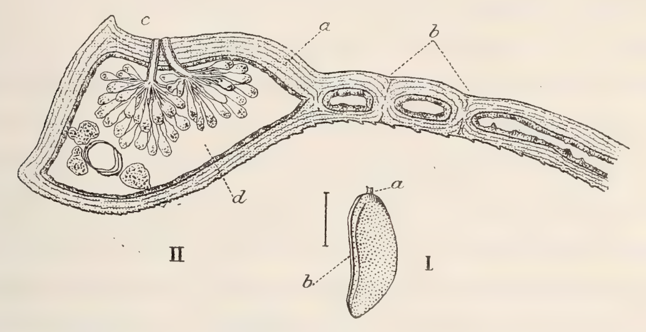


Fig. 1. — I, élytre gauche de *Melasoma tremulæ* : *a*, point d'attache au mésothorax ; *b*, rebord épaissi renfermant les glandes défensives.
II, coupe transversale d'une élytre de *Melosoma tremulæ*, fixée à l'alcool : *a*, cuticule ; *b*, piliers réunissant les deux faces de l'élytre ; *c*, rainure où s'écoule le liquide sécrété par les glandes défensives ; *d*, lacune sanguine du rebord de l'élytre, dans laquelle on trouve les glandes, un tronc trachéen et du tissu adipeux. × 80.

des cellules arrondies, isolées ou groupées, émettant chacune un fin canal chitineux qui traverse la cuticule et débouche au dehors.

Les *Melasoma populi* L. et *tremulæ* F. présentent une sécrétion tégumentaire plus abondante, qui joue un rôle capital dans leurs moyens de défense : au moment où on les inquiète, on voit, dans une rainure qui court sur le bord externe des élytres, sourdre un liquide opalin, odorant, qui a un goût désagréable et vireux comme celui de la pomme de terre crue. Ce liquide est sécrété par des glandes unicellulaires, groupées en rosette autour de gros canaux excréteurs communs ; les glandes sont logées dans le bourrelet latéral de l'élytre, surtout vers son extrémité antérieure (fig. 1).

Mort apparente. — Lorsqu'on inquiète des *Timarcha*, *Galeruca*, *Me-*

lasoma, Coccinelliens et Vésicants, en faisant du bruit dans leur voisinage ou encore mieux en les touchant, on sait depuis longtemps que ces animaux *font le mort :* ils replient sous le ventre les antennes et les pattes, roulent sur le dos ou sur le flanc, ou se laissent tomber à terre lorsqu'ils sont sur des plantes ; ils gardent plus ou moins longtemps (jusqu'à six et sept minutes) une immobilité parfaite. Lorsqu'ils croient le danger disparu, ils remuent graduellement leurs appendices, se replacent dans leur position normale et se remettent en marche.

Cette ruse, extrêmement commune chez les Insectes, a un double avantage : 1° elle déroute les ennemis qui ne se nourrissent que de proies mobiles (Batraciens, Lézards, etc.) ; en effet, comme ceux-ci attendent toujours, pour happer leur proie, qu'elle se soit remise en mouvement, il arrive souvent qu'ils perdent patience ou que leur attention est détournée par un autre objet ; 2° les *Coccinella* et *Melasoma*, qu'on trouve presque constamment sur des plantes plus ou moins élevées [1], s'en détachent au moindre attouchement et roulent à terre, où ils se perdent parmi les mille détritus du sol naturel ; ces Insectes ont ainsi bien des chances d'échapper à la vue des carnassiers (Oiseaux) qui ont causé leur chute ; il n'est pas d'entomologiste qui n'ait été bien souvent déçu par cette ruse, quelque soin qu'on apporte à chercher les Insectes tombés, devenus introuvables.

Saignée réflexe.

Au moment exact où l'animal fait le mort, on voit sortir par la bouche (*Timarcha*, *Galeruca*), ou par les articulations fémoro-tibiales des pattes (Coccinelliens, Vésicants), de grosses gouttes d'un liquide un peu visqueux, coloré en rouge groseille, jaune d'or ou jaune pâle ; ce fait a été remarqué par tous les entomologistes [2] ; mais ce

[1] Un petit *Helix* (*Helix hispida* L.), qui se trouve aussi sur les hautes herbes, présente exactement la même ruse, et au moindre contact, il se détache de son support pour tomber sur le sol.

[2] En Allemagne, les Cantharides et les Méloés sont appelés vulgairement *Ölkäfer*, *Ölmutter ;* en Angleterre, *Oil-Beetle*. Le *Timarcha tenebricosa* est le *Blood-Beetle* des Anglais.

qui est beaucoup moins connu, c'est la nature et le rôle de ce liquide.

Leydig (1859), qui l'a étudié chez *Coccinella 7-punctata*, *Timarcha violaceonigra* et *Meloe proscarabeus*, pense que ce suc coloré n'est pas un produit de sécrétion, mais bien du sang, venu directement de l'intérieur du corps ; cette assertion n'a pas rencontré grande créance, et tous les auteurs qui l'ont suivi, notamment Magretti (1881) et Beauregard (1890) pour *Meloe*, de Bono (1889) pour *Timarcha*, ont admis, au contraire, que ce liquide était sécrété par de petites glandes hypodermiques situées soit dans les pattes, soit dans le corps.

L'opinion de Leydig était cependant exacte, et ce liquide est bien du sang, absolument identique au sang contenu dans le reste du corps ; on n'a qu'à recueillir une goutte rejetée spontanément, à l'examiner à un fort grossissement, pour y voir de nombreux amibocytes, très normaux, émettant de courts pseudopodes. Enfin, le sang extrait par section d'une élytre ou d'une antenne, ou par piqûre de l'abdomen, est parfaitement identique, comme composition et couleur, au liquide exsudé naturellement par les pattes ou la bouche. Depuis que j'ai annoncé le fait dans mes notes de 1890 et de 1894, il a d'ailleurs été confirmé par les observateurs qui se sont occupés de la question, notamment par Lutz pour les Coccinelles. Il ne peut donc y avoir aucun doute à cet égard : les Coléoptères en question ont la faculté de rejeter au dehors leur propre sang.

Processus et conditions de la saignée. — Pour qu'il y ait saignée, deux conditions doivent être réalisées : 1° il faut que le liquide cœlomique soit fortement comprimé ; je pense que cette compression est due à la contraction des muscles abdominaux (muscles expirateurs), les seuls qui s'attachent à une surface peu chitinisée et, par suite, susceptible d'être déprimée ; il est probable que les stigmates doivent être fermés au moment de la saignée, afin que toute la pression abdominale puisse s'exercer sur le sang ; 2° il faut que la région où se produit la saignée soit dans une position convenable, position qui est justement réalisée par l'état de mort apparente. Ainsi, si l'on

prend un *Meloe* ou un *Coccinella*, pour faire écouler le sang, il suffit d'appuyer sur l'abdomen et de rabattre une patte sous le ventre, le tibia contre le fémur, pour voir sortir par l'articulation une grosse goutte, dont le volume s'augmente avec le degré de pression ; l'écoulement s'arrête aussitôt qu'on cesse d'appuyer ou que la patte se redresse pour revenir à sa position normale. Il en est exactement de même pour ceux qui rejettent le sang par la bouche, *Timarcha* ou *Galeruca ;* si la tête n'est pas dans la position convenable (le cou rentré dans le thorax), on a beau comprimer l'abdomen, le sang ne sort pas par la bouche ; mais, dès que la tête reprend sa place, de force ou naturellement, une grosse goutte s'échappe par cet orifice.

Le processus du rejet est-il un acte volontaire, comme le prétend Lutz pour les Coccinelles, ou un réflexe ? Il semble à peine utile de poser la question. Ce ne peut être qu'un réflexe, comme tous les moyens de défense : l'excitation amène la contraction de l'abdomen, le rabattement des pattes ou de la tête, et le sang comprimé sort naturellement par la bouche ou les articulations, placées ainsi dans une position favorable ; il est impossible de voir là quelque chose de volontaire. L'excitant peut être quelconque : ordinairement, un léger attouchement du corps suffit à amener la saignée ; d'autres fois, il faut un choc ou une chute assez brutale ; de Bono provoque la saignée de *Timarcha pimelioides* par les moyens les plus variés, mécaniques, chimiques, thermiques et électriques. Chez la plupart des Coléoptères que j'ai examinés, l'odeur du chloroforme a très généralement le même effet, sans doute dans la période d'excitation.

Aux points où se produit la saignée, y a-t-il un orifice préformé, comme le disent Girard et Lutz pour les Coccinelles, ou au contraire, la peau se déchire-t-elle sous la pression du sang en des points de moindre résistance, à peu près constants pour chaque espèce ? Quand on examine sous une forte loupe une articulation fémoro-tibiale de *Meloe* au moment de la saignée (fig. 2), on voit que le sang sort entre la tête du tibia et l'extrémité du fémur, mais seulement du côté interne de l'articulation (c'est-à-dire du côté qui

se trouve appliqué contre l'abdomen lorsque l'animal rétracte ses pattes) ; de même, chez les *Coccinella*, on voit nettement le sang s'échapper par un intervalle relativement large qui existe entre la tête du tibia et l'extrémité du fémur. Dans les deux cas, il est tout à fait impossible d'apercevoir à la loupe la solution de continuité qui doit se trouver dans l'articulation ; quant aux coupes, il est difficile, à la vérité, d'en avoir de très bonnes, en raison de la dureté de la chitine, mais elles ne montrent jamais d'orifice fémoro-tibial indiscutable ; aussi suis-je forcé de mettre en doute l'assertion de Lutz, qui représente une fente de sortie dans le genou des Coccinelles.

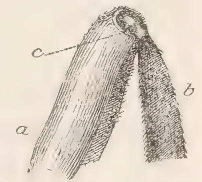


Fig. 2. — Patte mésothoracique droite de *Meloe proscarabeus* ♂, vue du côté interne : *a*, fémur ; *b*, tibia ; *c*, point par où s'échappe le sang. × 10.

Je pense, sans pouvoir le prouver directement, que dans les membranes molles et flexibles qui relient le tibia au fémur, aussi bien que dans celles qui attachent les pièces buccales au pourtour de la bouche, il y a des points extrêmement minces qui peuvent céder très facilement sous la pression du sang, se perforer temporairement pour se refermer ensuite par simple accolement.

Comme on peut s'y attendre, la saignée réflexe ne se produit que si l'animal est bien portant et bien nourri ; la moindre diminution dans la quantité du liquide cœlomique empêche complètement le rejet. Ainsi, chez les animaux en captivité, toujours assez mal nourris, il faut user d'excitations plus fortes que chez ceux en liberté et encore, au bout de quelque temps, la faculté de saigner est tout à fait abolie. De même, lorsqu'un Insecte a déjà saigné plusieurs fois, il faut attendre quelque temps pour qu'il soit possible de provoquer à nouveau le rejet de sang.

Réabsorption du sang rejeté au dehors. — Lorsque les *Timarcha* et *Galeruca* continuent à simuler la mort après une saignée réflexe, le sang resté adhérent à la bouche ne tarde pas à être réabsorbé et disparaît complètement, au bout de quelques minutes, sans qu'on voie aucun mouvement des pièces buccales. Rentre-t-il dans le cœlome

par l'orifice qui lui avait donné passage, ou file-t-il dans l'œsophage, à la manière de l'eau que boivent les Insectes? Il ne m'a pas été possible de trancher la question.

Rôle de la saignée réflexe, substances toxiques du sang. — Il est admis par tout le monde, et je le démontrerai plus loin expérimentalement, que la saignée réflexe est un moyen de défense très efficace. En effet, chez tous les Insectes qui la présentent, le sang tient en dissolution des substances de goût ou d'odeur très désagréables, parfois toxiques, capables d'écarter les animaux insectivores; la saignée a tout simplement pour but de faire parvenir ces substances au dehors ; elle remplit exactement le même office que les innombrables glandes défensives qui fabriquent des produits répulsifs. La présence de pareilles substances dans le sang normal n'a d'ailleurs rien d'exceptionnel; Mosso et Cavazzani ont reconnu la présence d'un poison violent, l'ichthyotoxique, dans le sérum des Murénides et du *Petromyzon marinus*; le sang du Hérisson a aussi une grande toxicité, et l'on sait maintenant qu'il en est de même pour le sang des animaux munis de glandes à venin (Scorpions, Salamandre, Crapaud, Couleuvre, Serpents venimeux). Ce qu'il y a d'intéressant chez les Insectes et les Lézards à saignée réflexe, c'est l'utilisation comme moyen de défense des substances répulsives dissoutes dans le plasma sanguin.

Le sang des Timarches est d'une belle couleur rouge ; lorsqu'il est déposé sur la langue, il a un goût extraordinairement désagréable, très persistant, qui prend à la gorge un peu comme du sublimé étendu (dans mes notes, je le désigne comme âcre, astringent, constrictant); d'après de Bono, le sang de *Timarcha pimelioides* a une odeur *nauseante* et une saveur *stittico molto disgustoso;* il renfermerait une toxine capable d'empoisonner les Mouches en quelques minutes et de tuer rapidement par arrêt du cœur les Cobayes, Chiens et Grenouilles.

Le sang de *Galeruca tanaceti*, coloré en jaune vif, a aussi un goût âcre et prononcé. Celui des Coccinelles, coloré en jaune par une

monocarotine (Zopf), a une odeur forte et désagréable, qui est d'ailleurs celle de l'animal entier, et une saveur âcre non moins désagréable. Lutz a montré par de nombreuses expériences que les Araignées (Épeires) refusent de manger des Mouches recouvertes préalablement de sang de Coccinelle.

Enfin, il est bien connu (Leidy, Bretonneau, Beauregard) que le sang des Vésicants renferme une grande quantité de cantharidine (il suffit de déposer une grosse goutte sur la peau de l'avant-bras pour déterminer une vésication intense); cette cantharidine est un toxique puissant pour beaucoup d'animaux. Un *Agama Bibroni* Dum. d'Algérie, très affamé, qui avait mangé deux *Lytta vesicatoria*, a été paralysé du train postérieur dès le lendemain et est mort au bout de peu de temps ; il paraît que lorsque les bestiaux avalent des *Meloe* en pâturant, cela leur donne de la météorisation; aussi les anciens appelaient-ils ces Insectes *Buprestes* ou *Enfle-Bœufs*, nom qui fut plus tard appliqué par erreur à d'autres genres. Le sang des *Meloe*, déposé sur la langue, a une saveur excessivement amère, tandis que celui des *Lytta* n'a presque pas de goût; mais les expériences dont je parlerai plus loin montrent qu'il a une odeur et une saveur qui font reculer même les Carabes, animaux cependant peu délicats sur le choix de leurs proies; les Chats paraissent très désagréablement affectés lorsqu'ils flairent un *Meloe* et encore plus lorsque celui-ci rejette du sang sur leur museau.

Variations de la saignée réflexe. — Le phénomène de la saignée réflexe est sujet à variation dans une même espèce, comme l'on pouvait s'y attendre, en raison de la complexité du processus.

Tout d'abord, le point où se produit la saignée peut varier, au moins chez les Timarches ; chez les très nombreux *Timarcha tenebricosa* et *violaceonigra* que j'ai examinés, surtout dans l'est de la France, c'est toujours par la bouche que s'échappe le sang, comme je l'ai décrit plus haut; une seule fois, cependant, j'ai rencontré un individu de *Timarcha tenebricosa* qui, à mon approche, a fait le mort, tandis que de grosses gouttes de sang sortaient par les articu-

lations fémoro-tibiales des trois paires de pattes; un peu plus tard, je l'excite, et il rejette à nouveau par les articulations et en même temps par la bouche; plusieurs jours après, la saignée s'est encore produite exclusivement aux articulations. C'est l'unique cas que j'ai observé, mais cette variation ne doit pas être rare dans d'autres localités : Latreille dit que les Timarches jettent une liqueur rougeâtre ou jaunâtre par les articulations des pattes; d'après Leydig, qui a si bien décrit la saignée réflexe de *Timarcha violaceonigra*, le sang coule seulement par les articulations des membres; Schenkling parle de la sortie d'un suc rouge par la bouche et les articulations; de Bono, à la suite d'excitations variées sur *T. pimelioides*, voit sortir un liquide rouge soit de la bouche et des articulations fémoro-tibiales, soit de ces dernières seulement; enfin, le père Pantel, qui a observé sur place *T. hispanica* (Espagne), m'a écrit qu'il rejette un liquide rouge par la bouche, par les articulations fémoro-tibiales et même par l'articulation du crochet terminal des tarses.

A côté de ces observations, de nombreux auteurs et moi-même ne voient que le rejet par la bouche (*Timarcha* de France, et *T. brachydera*, *generosa* et *turbida* d'Algérie). Il est donc évident que, suivant les localités, les points de saignée peuvent varier pour une même espèce; elle peut se produire soit par la bouche, soit par les articulations, soit par les deux à la fois.

Il peut y avoir également variation pour le fait même de la saignée.

Parmi les *Timarcha*, les *Galeruca*, les Coccinelles, trouvés en même temps dans une même localité, la plupart des individus saignent avec la plus grande facilité, tandis que quelques-uns ne rejettent absolument rien, quelle que soit l'excitation à laquelle on les soumette; il est possible qu'il y ait là une question physiologique en jeu, fatigue ou manque de turgescence, mais il est très probable que la variation individuelle y entre aussi pour beaucoup; la saignée réflexe semble manquer chez ces individus, à tissus sans doute plus résistants; c'est d'ailleurs à leur grand dommage, car ils ne peu-

vent manquer de succomber à des attaques auxquels les autres échapperaient.

Les Linaires (*Melasoma populi* L. et *tremulæ* F.) présentent une variation bien plus accentuée; Zopf rapporte que si on les excite en les prenant dans la main ou par une faible chloroformisation, elles émettent par la bouche des gouttes de liquide rouge clair, coloré par de la carotine comme les élytres. Zopf croit que ce liquide provient des glandes salivaires, mais il se trompe certainement, ce ne peut être que du sang. Les *Melasoma* de Halle (Saxe) répondent donc à certaines excitations par une saignée réflexe, comme les *Timarcha* et les *Galeruca*.

Or, j'ai vu, manié et irrité un nombre considérable de *Melasoma populi*, *tremulæ* et 20-*punctata* Scop. des environs de Nancy, et jamais je ne leur ai vu rejeter le moindre liquide par la bouche; tous les entomologistes que j'ai interrogés n'ont pas été plus heureux que moi. Cependant, si l'on chloroformise faiblement des *Melasoma tremulæ*, un quart environ des individus rejettent une goutte rouge clair par l'orifice buccal, et il est facile de s'assurer que c'est bien du sang; les trois autres quarts ne rejettent absolument rien. Il est donc permis de penser que les *Melasoma* ont une *tendance* à présenter la saignée réflexe, mais que cette tendance, sauf dans le cas de Zopf, n'arrive pas à devenir un phénomène régulier. D'ailleurs, les *Melasoma* sont amplement pourvus de moyens de défense qui suffisent à écarter les Lézards, Batraciens et Carabes, et l'on ne voit pas trop à quoi leur servirait leur saignée réflexe, d'autant plus que le sang n'a certainement pas de goût désagréable ni pour l'Homme, ni pour leurs ennemis possibles.

Même tendance chez une magnifique Chrysomèle mordorée des Vosges (*Orina cacaliæ* Schrank); à l'état normal, quand on l'inquiète, elle ne rejette jamais rien; or, un individu que j'ai légèrement chloroformé, a laissé échapper par la bouche une grosse goutte de sang rouge. J'ai constaté aussi cette saignée anormale chez tous les *Chrysomela* que j'ai examinés (*C. cerealis* L., *gœttingensis* L., *men-*

thastri Suffr., *cœrulans* Scriba). Il est probable, d'ailleurs, qu'on retrouverait chez un grand nombre de Coléoptères cette tendance à la saignée réflexe sous l'influence du chloroforme, qui doit déterminer une violente excitation musculaire et, par suite, une forte compression du liquide cœlomique.

Liste des espèces de Coléoptères qui présentent la saignée réflexe. — La saignée réflexe ne se rencontre que dans quelques genres de Coléoptères, plus ou moins alliés entre eux, et il n'est pas sûr qu'elle soit constante pour toutes les espèces d'un même genre. Voici la liste des espèces où on la connaît sûrement, d'après les observations antérieures et les miennes :

Chrysomélides. — *Timarcha* (saignée par la bouche, plus rarement par les articulations fémoro-tibiales).

Timarcha tenebricosa Fabricius	France, Allemagne.
— *violaceonigra* Degeer	France, Allemagne.
— *metallica* Laicharting	France, Allemagne.
— *monticola* Dufour	France, Allemagne.
— *pimelioides* H.-Schäffer	Italie.
— *hispanica* H.-Schäffer	Espagne.
— *brachydera* Fairmaire	Algérie.
— *generosa* Erichson	Algérie.
— *turbida* Erichson	Algérie.

Galeruca tanaceti L. (France). Saignée par la bouche.

Megalopus Fabricius (Amérique équatoriale). Bien que je ne connaisse pas ce genre, il n'est pas douteux, d'après ce qu'en dit Lacordaire, qu'il présente la saignée réflexe ; « quand on les saisit, ils fléchissent un instant leurs antennes et répandent par les articulations des pattes une liqueur jaune, d'une odeur analogue à celle des Coccinelles » (Girard, t. I, p. 762).

Coccinellides. — Saignée par les articulations fémoro-tibiales.

Coccinella 7-*punctata* L.

— 4-*punctata* Pont.

— 5-*punctata* L.

Coccinella reflexa Ph. (Chili, d'après Izquierdo).

Halyzia 14-punctata L.

Anatis ocellata L.

Chilocorus bipustulatus L.

Adalia bipunctata L. (type et var. 4-*maculata* Scopoli).

Eriopis convexa Germ. et autres espèces du même genre (Chili, d'après Porter).

Vésicants. — Saignée par les articulations fémoro-tibiales.

Meloe (*M. proscarabeus* L., *variegatus* Donovan, *Baudueri* Grenier, *majalis* L., *brevicollis* Panzer, *scabriusculus* Brandt, et probablement toutes les espèces du genre).

Lytta vesicatoria L.

Epicauta vittata Fabricius (Amérique).

Nematognatha lutea Leconte (Chili, d'après Izquierdo).

Diverses espèces des genres *Cerocoma* Geoffroy, *Zonabris* Harold, etc [1].

EXPÉRIENCES AVEC LES ANIMAUX INSECTIVORES.

On sait que la faune et la flore d'une région donnée se trouvent dans un état d'équilibre instable, d'harmonie, aurait-on dit autrefois, de telle sorte que, bon an mal an, le nombre des individus d'une même espèce reste toujours à peu près le même; les espèces qui disparaissent ou qui prennent une grande extension sont en somme des raretés. Cet équilibre est la résultante d'une quantité de conditions et de rapports complexes, parmi lesquels les moyens de défense jouent un rôle important.

Grâce à ceux-ci, dans une espèce quelconque, il échappe toujours un nombre suffisant d'individus qui perpétuent l'espèce ; ceux qui succombent, soit par suite de variations défavorables, soit parce qu'ils sont attaqués à un moment où leurs moyens défensifs sont épuisés ou sans action, suffisent pour entretenir la vie d'un certain

[1] Izquierdo signale aussi la saignée chez un *Cantharis femoralis* du Chili, qui est probablement *Epicauta femoralis* Erichson.

nombre de carnassiers. On comprend dès lors que les moyens de défense ont tous un but précis ; ils sont destinés à écarter tel ou tel groupe d'ennemis que l'animal peut avoir à craindre dans le pays qu'il habite ; en général, à chaque groupe de carnassiers correspond un moyen de défense spécial, plus ou moins adéquat aux moyens d'attaque dudit groupe.

Guidé par ces considérations, j'ai étudié expérimentalement les moyens de défense des Coléoptères à saignée réflexe et de quelques formes voisines, en choisissant comme carnassiers les espèces suivantes, qui sont celles que les Coléoptères en question ont le plus souvent à craindre dans notre pays. J'ai opéré constamment avec des carnassiers bien portants, vigoureux, et suffisamment habitués à la captivité pour être observés en toute certitude :

Insectes : *Carabus auratus* L.

Batraciens : *Hyla viridis* L., *Bombinator igneus* Laur., *Bufo vulgaris* Laur.

Sauriens : *Lacerta agilis* L.

Je regrette de n'avoir pu expérimenter avec des Oiseaux et Mammifères insectivores ; mais je n'ai pu me procurer d'espèces convenables.

I. *Défense contre les Carabes.*

Les *Timarcha*, *Melasoma*, *Coccinella*, *Silpha* et bien d'autres sont très efficacement protégés contre les Carabes par leur carapace chitineuse ; les fortes mandibules de ceux-ci glissent sur cette enveloppe dure, bombée et polie, et ils ne parviennent pas à l'entamer dans leurs attaques réitérées. Pour bien montrer que cette cuirasse constitue le seul obstacle, il suffit d'enlever un fragment d'élytre, ce qui met à découvert une région plus molle ; les Carabes ne tardent pas à trouver le point faible et dévorent complètement l'animal. Si on leur offre des animaux mous, venant de sortir de la pupe, ils sont immédiatement déchirés et mangés.

Les Carabes ne touchent qu'assez rarement aux *Galeruca* et ja-

mais aux Vésicants (*Meloe*, *Lytta*), et cependant, ceux-ci ont des téguments flexibles, peu épais, qui se laisseraient entamer très facilement. Les Carabes s'en approchent, tâtent l'abdomen avec les mandibules et les palpes, et s'en écartent aussitôt, quelque affamés qu'ils soient, sans jamais chercher à pousser l'attaque ; ils perçoivent donc une odeur très répulsive pour eux, qui provient probablement de la cantharidine dissoute imbibant tout l'organisme ; en effet, si l'on offre aux Carabes des viscères de Vésicants, ils s'en écartent comme de l'animal vivant; on peut même rendre invulnérables pour quelques jours les Insectes qu'ils dévorent le plus volontiers, Courtilières (*Gryllotalpa vulgaris* Latr.), Hannetons (*Melolontha vulgaris* F.), *Cetonia aurata* L. privé d'élytres, etc. ; il suffit d'enduire la région attaquable (abdomen) avec du sang ou des œufs de Vésicants ; on peut être sûr qu'elle ne sera pas touchée tant que l'enduit restera.

II. *Défense contre les Batraciens.*

Les Vésicants ne sont pas défendus contre les Batraciens avec lesquels j'ai expérimenté ; à mon grand étonnement, les Cantharides ont été toujours acceptées, sauf quand leur taille était trop grande, par les Rainettes et les *Bombinator*, et bien que ces Batraciens en mangeassent de grandes quantités, ils n'en ont jamais été incommodés ; il est vrai que dans la nature, les Vésicants, Insectes tout à fait terrestres, doivent bien rarement être rencontrés par les Batraciens. Les *Galeruca* sont tantôt acceptés, tantôt refusés, sans que j'aie pu en trouver une bonne raison ; il est possible que dans le premier cas la saignée réflexe était insuffisante ou nulle.

Presque toujours, lorsqu'on offre aux Batraciens des Coccinelles bien fraîches, celles-ci sont happées, puis rejetées aussitôt avec les marques d'un vif dégoût ; elles ont donc un goût très désagréable, dont la source principale paraît être dans les élytres, car il suffit de goûter aux élytres seules pour percevoir immédiatement la saveur caractéristique des Coccinelles. La saignée réflexe, amenant au

dehors un produit odorant analogue à celui des élytres, n'agit guère que comme un adjuvant.

Les *Melasoma populi* et *tremulæ* sont également bien défendus contre les Batraciens, qui sont leurs ennemis les plus redoutables, puisque les *Melasoma* vivent en grand nombre sur de jeunes arbres poussant au voisinage de l'eau. C'est la sécrétion opaline et vireuse des élytres qui repousse efficacement les Batraciens; en effet, ceux-ci happent très volontiers les *Melasoma* fraîchement pris qu'on leur offre, mais ils les rejettent immédiatement en manifestant un vif dégoût; par contre, si on supprime la sécrétion défensive en enlevant les élytres à ces mêmes *Melasoma*, ils sont happés, et cette fois avalés complètement. Les mêmes Batraciens mangent avidement le *Melasoma* 20-*punctata*, beaucoup plus petit que les deux autres et qui ne possède pas leur goût désagréable.

Les *Timarcha* sont des proies un peu volumineuses pour les Batraciens avec lesquels j'ai expérimenté; mais j'ai pu cependant démontrer qu'ils sont protégés contre ces derniers par leur saignée réflexe. J'enlève les deux élytres à une Timarche, ce qui diminue beaucoup son volume, et j'enduis la face dorsale de son propre sang; les *Hyla* et *Bombinator* l'attaquent, l'avalent; mais, aussitôt après, ils rejettent l'Insecte en tirant la langue, qu'ils essuient contre l'herbe environnante comme s'ils étaient brûlés; le goût si désagréable du sang écarte donc très efficacement les Batraciens. Au contraire, lorsqu'on offre à des Rainettes de petites Timarches ne présentant pas de saignée réflexe, elles les attaquent à plusieurs reprises sans manifester de dégoût, et si elles ne parviennent généralement pas à les avaler, c'est sûrement à cause du volume du corps et de la dureté de la carapace.

III. *Défense contre les Lézards.*

Les Lézards pourraient être des ennemis redoutables pour les Vésicants et les *Galeruca*, qui vivent dans les stations où abondent les Lézards, notamment *Lacerta agilis;* ces Insectes ont des tégu-

ments mous, des mouvements assez lents et seraient certainement une proie facile; mais leur saignée réflexe les défend d'une façon parfaite.

Un *Galeruca tanaceti* est placé dans un vivarium où habitent des *Lacerta agilis;* l'un d'eux l'aperçoit et le pousse d'un coup de tête; l'Insecte fait le mort pendant quelque temps, puis se remet à marcher. Le Lézard l'attaque alors franchement et le mord; aussitôt le *Galeruca* rejette par la bouche une grosse goutte de sang jaune, qui mouille le museau du Lézard; celui-ci lâche immédiatement prise et se frotte la bouche contre terre, afin de se débarrasser du liquide dont elle est enduite. Depuis, le *Galeruca* n'a plus été attaqué.

L'expérience faite avec des Cantharides donne exactement les mêmes résultats, et on peut lire dans Beauregard une observation identique sur *Meloe proscarabeus* attaqué par un Lézard vert : « ... Le Lézard revint au *Meloe* et l'attaqua brusquement d'un coup de mâchoire par le côté du thorax. Mais à peine sa gueule se refermait-elle sur l'Insecte, que celui-ci laissa sourdre une forte goutte de liquide jaune par l'articulation fémoro-tibiale de ses pattes, et aussitôt je vis le Lézard lâcher prise et faire un bond en arrière en tournant la tête de côté et d'autre, puis frotter ses mâchoires contre l'herbe pour se débarrasser du liquide brûlant dont elles étaient enduites. Dès lors, je pus laisser Lézard et *Meloe* ensemble, jamais plus le Reptile ne s'attaqua à l'Insecte. J'ajouterai à ce petit tableau que le *Meloe* avait fait le mort dès qu'il s'était senti attaqué » (p. 224).

L'observation suivante montre bien l'importance de la saignée réflexe chez ces Insectes à téguments mous; un *Galeruca tanaceti*, depuis quelque temps en captivité, c'est-à-dire *ne rejetant plus rien*, est attaqué par un gros Lézard, qui le mâche et entame la paroi abdominale; par la blessure sort un lobe de corps adipeux et un peu de sang; aussitôt le Lézard lâche sa proie et se frotte la bouche contre terre. Il est certain que s'il y avait eu tout de suite saignée réflexe, le Lézard se serait écarté plus tôt, et le *Galeruca* serait sorti sans blessure de la lutte. J'ai refait la même expérience avec une Can-

tharide ne rejetant rien et obtenu exactement le même résultat : le Lézard s'écarte avec dégoût dès qu'il a entamé la carapace et perçu le goût désagréable du sang.

Les *Timarcha* ne sont jamais dévorés par les Lézards, qui auraient peine d'ailleurs à entamer leur forte carapace; ils sont écartés surtout par le goût désagréable du sang, comme plus haut, car ils n'attaquent pas non plus les Timarches sans élytres.

Les Coccinelles n'ont absolument rien à craindre des Lézards, car la simple odeur des élytres suffit à les écarter, avant même qu'ils n'y aient touché; à plus forte raison si la saignée réflexe agit dans le même sens [1]. Par contre, les Coccinelles molles, sortant de la pupe, et ne possédant encore aucun produit défensif, sont avalées quelquefois par les Lézards et les Batraciens.

Les *Melasoma populi* et *tremulæ* fraîchement pris sont presque toujours rejetés par les Lézards, évidemment à cause de la sécrétion vireuse des élytres; par contre, les Lézards mangent les *Melasoma* auxquels on a enlevé les élytres, aussi bien que ceux qui sont en captivité depuis quelques jours et chez lesquels le manque de nourriture a arrêté la production du liquide défensif; enfin ils dévorent constamment le *Melasoma* 20-*punctata*, qui ne paraît pas posséder la sécrétion défensive des deux autres espèces.

II. ORTHOPTÈRES.

Les Orthoptères nous offrent quelques beaux exemples de saignée réflexe chez deux genres alliés de Sauterelles à élytres rudimentaires, c'est-à-dire incapables de voler, et assez mal douées au point de vue du saut.

Le premier cas est celui de l'*Eugaster Guyoni* Servais, étudié

[1] Dans des expériences nouvelles, j'ai constaté qu'il y a des *Lacerta agilis*, peut-être plus affamés ou moins dégoûtés que ceux dont je m'étais d'abord servi, qui attaquent et dévorent souvent les Coccinelles. En examinant le contenu de l'estomac d'un *Lacerta viridis* Laur., pris en septembre (Alsace), j'y ai trouvé un *Bombus terrestris* L., une grande chenille de *Deilephila elpenor* L., et neuf *Coccinella* 7-*punctata*; l'invulnérabilité des Coccinelles par rapport aux Lézards n'est donc pas si générale que je le croyais.

d'abord par Bonnet et Finot, et ensuite par Vosseler. L'*Eugaster* est commun dans la région montagneuse de l'Algérie, de la Tunisie et de la frontière marocaine ; pendant le jour, craignant les rayons du soleil, il se tient caché dans les touffes d'alfa et surtout dans les fentes de rochers. Lorsqu'on cherche à le saisir, s'il ne peut s'enfuir, il se place en position comme un tireur exercé, suivant l'expression de Vosseler, et projette dans toutes les directions et à une très grande distance (jusqu'à 40 et 50 centimètres), deux ou quatre jets d'un liquide orangé. Ce liquide s'échappe de pores (?) allongés et étroits qui se trouvent sur les trois paires de pattes, entre le coxa et le trochanter, à la partie supérieure de la peau mince qui relie entre elles ces deux pièces. Souvent l'*Eugaster* ne rejette de liquide que par les pores de la première paire de pattes, et alors il peut se produire ensuite un deuxième jet plus faible, et même un troisième et un quatrième, séparés par de courts intervalles; il peut aussi rejeter le liquide jaune par quatre pores à la fois et réitérer peu après ; enfin il peut y avoir aussi rejet par les pores de la troisième paire, mais il semble que ce soit plus rare. D'après Vosseler, l'*Eugaster* pourrait viser son ennemi avec une certaine adresse (ce serait bien étonnant, puisque les Insectes distinguent mal les formes) ; les pattes se disposeraient de telle façon que les jets de liquide soient dirigés sur les côtés, en avant ou en arrière, de façon à diverger ou à converger sur un même point.

Vosseler a constaté d'une façon certaine que c'est bien le sang même de l'animal qui est ainsi projeté au dehors. Si l'on pousse une injection par une patte métathoracique, on voit bientôt le liquide injecté sortir par les pores en jets plus ou moins forts. Il paraît (Bonnet et Finot) que le sang est caustique et peut déterminer une vive inflammation de la conjonctive lorsqu'il est porté accidentellement sur l'œil ; si l'on manie dans sa journée un certain nombre d'*Eugaster* et qu'on néglige de se laver les mains couvertes de gouttes de sang, celles-ci s'enflamment et les jointures des doigts se couvrent de petites ampoules.

Les *Ephippiger* nous offrent un second cas de saignée réflexe signalé en passant par Vosseler : « Sans doute les gouttelettes émises par le thorax de beaucoup d'Éphippigères, les proches alliés d'*Eugaster*, sont à rapprocher du rejet de sang d'*Eugaster* et de *Meloe*. » J'ai pu l'étudier en détail chez *Ephippiger Brunneri* Bolivar (Espagne).



Fig. 3.
Ephippiger Brunneri ♂ en posture défensive. × 1,4.

Quand on agace l'*Ephippiger Brunneri*, l'animal se cramponne fortement au sol et abaisse la tête et l'abdomen en faisant crier ses élytres (fig. 3). Le liquide cœlomique est évidemment comprimé par cette manœuvre, et l'on voit très bien, sous le pronotum relevé, apparaître à la base de chaque élytre une petite vésicule luisante, gonflée par le sang jaune (fig. 4) ; cette vésicule, sur laquelle on aperçoit quelques fines trachées, est tout simplement formée par la peau, extraordinairement mince à cet endroit, et constitue évidemment un point de moindre résistance. Lorsque la pression sanguine cesse, la boule se ratatine et devient invisible ; lorsque la pression augmente, la boule crève et il s'échappe une grosse goutte de sang jaune clair, bien facile à reconnaître au microscope. Si l'on insuffle un liquide par l'abdomen, même sur un animal mort, on fait apparaître

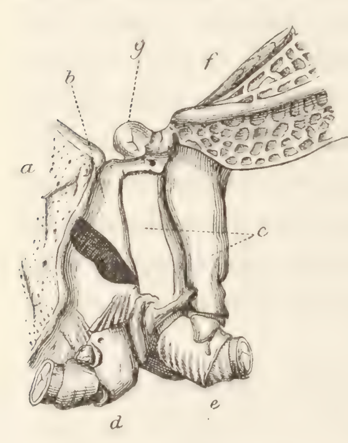


Fig. 4. — Pro- et mésothorax d'un *Ephippiger Brunneri* en posture de défense, vus du côté gauche : *a*, pronotum fortement relevé ; *b*, lame latérale du prothorax ; *c*, lames latérales du mésothorax ; *d* et *e*, première et deuxième paire de pattes ; *f*, élytre ; *g*, vésicule mince gonflée par le sang (point où se produit la saignée). × 6.

facilement les deux vésicules, et on n'a qu'à pousser un peu fort pour les faire éclater. Le processus de la saignée réflexe est donc ici extrêmement simple.

Si l'on goûte le sang d'*Ephippiger Brunneri*, il paraît d'abord fade, puis il se développe une amertume qui devient finalement très prononcée, presque insupportable. Il y a certainement là un produit particulier probablement toxique, capable d'écarter les Lézards, comme nous allons le voir, et sans doute aussi leurs autres ennemis.

Je mets un *Ephippiger Brunneri*, très vigoureux, à vésicules intactes, dans un vivarium où se trouve un *Lacerta agilis ;* dès que le Lézard l'aperçoit, il se précipite sur lui et le mord brusquement par le travers du thorax : l'*Ephippiger* se cramponne au sol en baissant la tête et l'abdomen, et je vois une grosse goutte de sang qui sort par l'une des vésicules crevées ; le sang mouille la bouche du Lézard, qui s'écarte immédiatement, se frotte contre terre et se lèche longtemps comme pour faire disparaître l'effet produit par ce liquide. Quelques minutes après, l'*Ephippiger* s'étant remis en marche, le Lézard l'attaque encore deux fois, mais avec le même insuccès ; il y a encore rejet de sang au même point et dégoût visible du Lézard, qui se frotte la bouche contre terre. Après ces trois attaques, séparées par des intervalles assez longs, il n'a plus touché à l'*Ephippiger ;* certainement, sans sa saignée réflexe, celui-ci aurait été dévoré ou déchiré.

La saignée réflexe semble être particulière aux deux types cités plus haut ; du moins je ne l'ai pas retrouvé chez d'autres Orthoptères appartenant, soit au même genre *Ephippiger* (*E. Miegi* Bol., *carinata* Bol., *Perezi* Bol., *areolaria* Bol., *Zapateri* Bol., tous d'Espagne), soit à des genres à élytres rudimentaires alliés aux *Ephippiger* et *Eugaster* (*Platystolus surcularius* Bol. et *Pycnogaster Graëllsi* Bol., d'Espagne ; *Thamnotrizon cinereus* L. et *Leptophyes punctatissima* Bosc de France). Les vésicules cutanées dont il a été question plus haut n'apparaissent pas, même si l'on comprime fortement l'animal. Le *Thamnotrizon* et le *Leptophyes*, les seuls que j'ai offerts à des

Lacerta agilis, ont été immédiatement dévorés, comme on pouvait s'y attendre.

ORIGINE PREMIÈRE DE LA SAIGNÉE RÉFLEXE.

Comment peut-on comprendre l'apparition première de la saignée réflexe? Ce phénomène est-il né d'un seul coup, par variation subite, ou est-il le résultat d'une série de variations étagées, qu'on puisse retrouver ailleurs que chez les animaux étudiés plus haut?

Il est évident que pour qu'il y ait saignée réflexe défensive, trois conditions doivent être remplies : 1° présence dans le liquide cœlomique d'un produit vénéneux ou caustique ; 2° compression du liquide cœlomique par certains muscles; 3° existence, en quelques endroits des téguments, de points de moindre résistance qui puissent céder à cette compression.

La première condition n'est pas exceptionnelle : on connaît des sangs toxiques (Murénides, *Petromyzon*, Hérisson, animaux venimeux), et il est bien probable que chez beaucoup d'Insectes pourvus de glandes répulsives, il y a dans le sang une sécrétion interne analogue à celle qui existe chez les Vésicants, les Scorpions, les Batraciens et les Serpents venimeux.

La deuxième condition est réalisée par la mort apparente, si répandue chez les Insectes (Coléoptères, Hémiptères, Tenthrédiens, etc.); elle est due en effet à une contraction tétanique des muscles, poussée parfois tellement loin qu'on peut torturer un *Byrrhus pertinax* L. en état de mort apparente sans qu'il donne signe de vie ; il est donc bien probable qu'il y a toujours compression plus ou moins forte du liquide cœlomique lorsqu'un Insecte fait le mort.

Quant à la troisième condition, il y a des animaux qui sont bien près de la réaliser : un Mollusque de nos ruisseaux, le *Planorbis corneus* L., a un tégument si délicat, qu'à la moindre blessure ou à un changement de milieu (action de l'alcool, du chloral, etc.), son liquide cœlomique, coloré en rouge par l'hémoglobine, sort au dehors en quantité (Cuvier, Moquin-Tandon, William). J'ai signalé plus haut

la tendance des *Melasoma populi* et *tremulæ*, des *Chrysomela*, de l'*Orina cacaliæ*, à rejeter du sang sous l'influence du chloroforme ; or, il est très intéressant de remarquer que ces Insectes sont des Chrysoméliens, tout comme les *Timarcha*, *Galeruca* et *Megalopus*.

Pour que la saignée défensive apparaisse, il suffit donc que de telles tendances deviennent effectives chez un animal présentant auparavant la mort apparente et un produit répulsif dans le sang ; en d'autres termes, je pense qu'elle est le résultat de trois acquisitions superposées, dont la dernière a dû être l'apparition des points de moindre résistance.

Il en résulte que la saignée réflexe a dû être acquise *séparément* par les ancêtres des diverses familles ou genres qui la présentent ; si la saignée se produit exactement de la même façon chez les Coccinelliens et les Vésicants, par exemple, c'est non pas l'indice d'une parenté lointaine, mais un simple cas de *convergence*, comme on en rencontre à chaque instant.

EXAMEN DE QUELQUES SÉCRÉTIONS DÉFENSIVES CHEZ D'AUTRES INSECTES.

Il est possible qu'on trouve encore quelques cas de saignée réflexe chez les Insectes, en étudiant de plus près certains liquides défensifs considérés jusqu'ici comme des sécrétions glandulaires ; pour ma part, j'ai examiné beaucoup d'espèces, mais j'ai constaté que les produits qu'elles rejettent, quand on les inquiète, sont bien effectivement sécrétés par des glandes ; je me bornerai à citer ici quelques formes dont les auteurs parlent souvent à côté des Coccinelles, des *Meloe*, etc. Les *Pimelia*, *Silpha* et *Necrophorus* crachent par la bouche un liquide noirâtre, nauséabond, qui provient du tube digestif et des glandes salivaires ; le suc jaune et trouble que le *Clytra quadripunctata* L. rejette également par la bouche sort aussi de l'œsophage, de même que la salive brune des Acridiens et des Sauterelles. On sait qu'au moindre contact les larves de *Melasoma* émettent par des mamelons latéraux du corps des gouttes d'un liquide laiteux, à odeur excessivement forte, qui rentrent bientôt à l'intérieur des ma-

melons ; ce liquide caustique, qui constitue une défense tout à fait efficace contre les Carabes, les Lézards, etc., est sécrété par des glandes unicellulaires que Claus a bien décrites.

Carlos E. Porter a examiné le liquide jaune que rejettent par l'anus (?) un certain nombre de Coléoptères chiliens et dit avoir reconnu que ce liquide n'est pas du tout un produit de sécrétion, mais bien du sang, avec amibocytes, absolument identique à celui renfermé dans le cœlome ; ses recherches portent sur des Coccinellides (*Eriopis convexa* Germ. et autres espèces du même genre), un Chrysomélide (*Chelymorpha varians*) et des Carabiques (*Læmosthenes complanatus* et trois autres espèces du même genre). Ce qui m'étonne, c'est que la saignée ait lieu par l'anus ; aussi, malgré les affirmations de Porter, je ne cite son travail qu'à titre documentaire.

Le cas de l'*Asilus crabroniformis* L., ce grand Diptère carnassier qui rappelle les Hyménoptères par ses couleurs et la force de son vol, est plus douteux encore : Taschenberg rapporte qu'il a saisi un jour un *Asilus* au repos, parfaitement immobile : « Un liquide dégoûtant s'échappa aussitôt de l'extrémité abdominale, des flancs et des jointures des tarses, sous forme de gouttelettes fines. Involontairement je jetai dans le gazon cet Insecte devenu trop déplaisant, qui du reste ne s'agitait guère, et les herbes se refermèrent audessus de lui, indifférentes. Ainsi, sans se débattre et sans mordre, ce brigand, qui dormait évidemment, se débarrassa de l'importun qui osait troubler son repos. » (Brehm, *Merveilles de la nature*, *Insectes*, traduction française, t. II, p. 578). A première vue, cela ressemble un peu à une saignée réflexe, mais je crois qu'il n'en est rien ; j'ai pris un *Asilus* bien vivant, dans d'excellentes conditions, et il n'a rejeté absolument aucun liquide ; il est assez probable que Taschenberg, en saisissant l'animal, l'a fortement comprimé et que le sang est sorti par des points de moindre résistance ; cela arrive souvent lorsqu'on manie un peu rudement les Insectes à téguments mous.

CONCLUSIONS.

Un certain nombre d'Insectes, *Timarcha*, *Galeruca*, *Megalopus*, Coccinellides et Vésicants parmi les Coléoptères, *Eugaster* et *Ephippiger* parmi les Orthoptères, présentent le phénomène de la saignée réflexe : lorsqu'ils sont inquiétés, ils font le mort et rejettent des gouttes de sang soit par la bouche, soit par les articulations fémoro-tibiales des pattes, soit par le point d'attache des élytres. Chez toutes ces espèces, le sang renferme en dissolution des produits toxiques, caustiques ou répulsifs, dont le plus connu est la cantharidine des Vésicants.

Ce rejet de sang est un moyen de défense très efficace contre les Lézards et les Batraciens ; il est d'ailleurs accompagné d'autres moyens de défense, cuirasse chitineuse dure et polie des Timarches et Coccinelles, odeur désagréable des Coccinelles et Vésicants, mort apparente, etc.

On peut provoquer la saignée réflexe soit en touchant ou irritant l'animal, soit par une faible chloroformisation ou d'autres excitants. Son processus paraît être toujours le même : le sang, fortement comprimé par la contraction de l'abdomen, fait céder les points de moindre résistance de la cuticule et s'échappe ainsi au dehors.

La saignée réflexe est sujette à variation : elle peut se produire à une place différente dans une même espèce (*Timarcha*) ou peut manquer totalement chez certains individus ; enfin, elle semble exister chez les *Melasoma* de Halle (Saxe), d'après Zopf, tandis qu'elle fait sûrement défaut chez ceux de France.

OUVRAGES CITÉS.

1. Beauregard. *Les Insectes vésicants*, Paris, 1890.
2. Bonnet et Finot. *Les Orthoptères de la régence de Tunis* (*Revue des sciences naturelles* [3], t. IV, 1885, p. 193).
3. Bono (de). *Sull' umore segregato dalla* Timarcha pimelioides *Schäffer*, *Ricerche sperimentali* (*Il Natural. siciliano*, Anno 8, 1888-1889, p. 24).
4. Brehm. *Les Merveilles de la nature.* Les Insectes, édition française, par Künckel d'Herculais, Paris.

5. Cavazzani. *L'ichtyotoxique chez le* Petromyzon marinus (*Archives italiennes de biologie*, t. XVIII, 1893, p. 182).

6. Claus. *Ueber die Seitendrüsen der Larve von* Chrysomela populi (*Zeit. für wiss. Zool.*, 11 Bd, 1862, p. 309).

7. Cuénot. *Le sang des* Meloe *et le rôle de la cantharidine dans la biologie des Coléoptères vésicants* (*Bulletin de la Société zoologique de France*, t. XV, 1890, p. 126).

8. — *Le rejet de sang comme moyen de défense chez quelques Coléoptères* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, Paris, t. CXVIII, 1894, p. 875).

9. — *Le rejet de sang comme moyen de défense chez quelques Sauterelles* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CXXII, 1896, p. 328).

10. — *Études physiologiques sur les Oligochètes* (*Archives de biologie*, t. XV, 1897, p. 91).

11. Dugès. *Reptiles y Batracios del valle de Mexico* (*La Naturaleza* [2], t. I, p. 393).

12. Girard. *Traité élémentaire d'entomologie*, Paris, 1873.

13. Graber. *Die Insekten*, München, 1877-1879.

14. Hay. *On the ejection of blood from the eyes of horned Toads* (*Proc. U. S. Nat. Museum*, t. XV, 1892, p. 375).

15. Izquierdo, *Sobre los liquidos arrojados por los Insectos para defenderse de sus enemigos* (*Actes Soc. scient. Chili*, t. V, 1896, p. 257).

16. Latreille. *Le Règne animal*, Insectes, t. XI, p. 518.

17. Leydig. *Zur Anatomie der Insecten* (*Archiv für Anat., Phys. und wiss. Medicin*, 1859, p. 33).

18. Lutz. *Das Bluten der Coccinelliden* (*Zool. Anz.*, 18 Jahrg. 1895, p. 244).

19. Magretti. *Del prodotto di secrezione particolare in alcuni Meloidi* (*Boll. scientifico*, nº 1, 1881).

20. Mosso. *Un venin dans le sang des Murénides* (*Archives italiennes de biologie*, t. X, 1888, p. 141).

21. Porter. *Pequena contribucion a la fisiologia de los Insectos. — Sobre la naturaleza del liquido que como medio de defensa emiten algunos Coleopteros* (*Actes Soc. scient. Chili*, t. IV, 1895, p. 217).

22. Schenkling. *Die deutsche Käferwelt*, Leipzig, 1885.

23. Vosseler. *Biologische Mitteilungen über einige Orthopteren aus Oran* (*Jahreshefte des Ver. für vaterl. Naturk. in Württ.*, 1893, p. 87).

24. Wallace (*Extract from letters concerning certain californian Reptiles*). [*Proc. Zool. Soc. London*, 1871, p. 1.]

25. William. *The red fluid emitted by* Planorbis corneus (*Journal of Conchology*, vol. V, 1888).

26. Zopf. *Zur Kenntniss der Färbungursachen niederer Organismen : IV, Carotin-Bildung und Carotin-Ausscheidung bei gewissen Käfern (Chrysomeliden und Coccinellen)* (*Beitr. zur Phys. und Morph. niederer Organismen*, Heft 2, Leipzig, 1892, p. 12).

TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

3e SÉRIE. TOME IV

TABLE DES PLANCHES

3e SÉRIE. TOME IV

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.

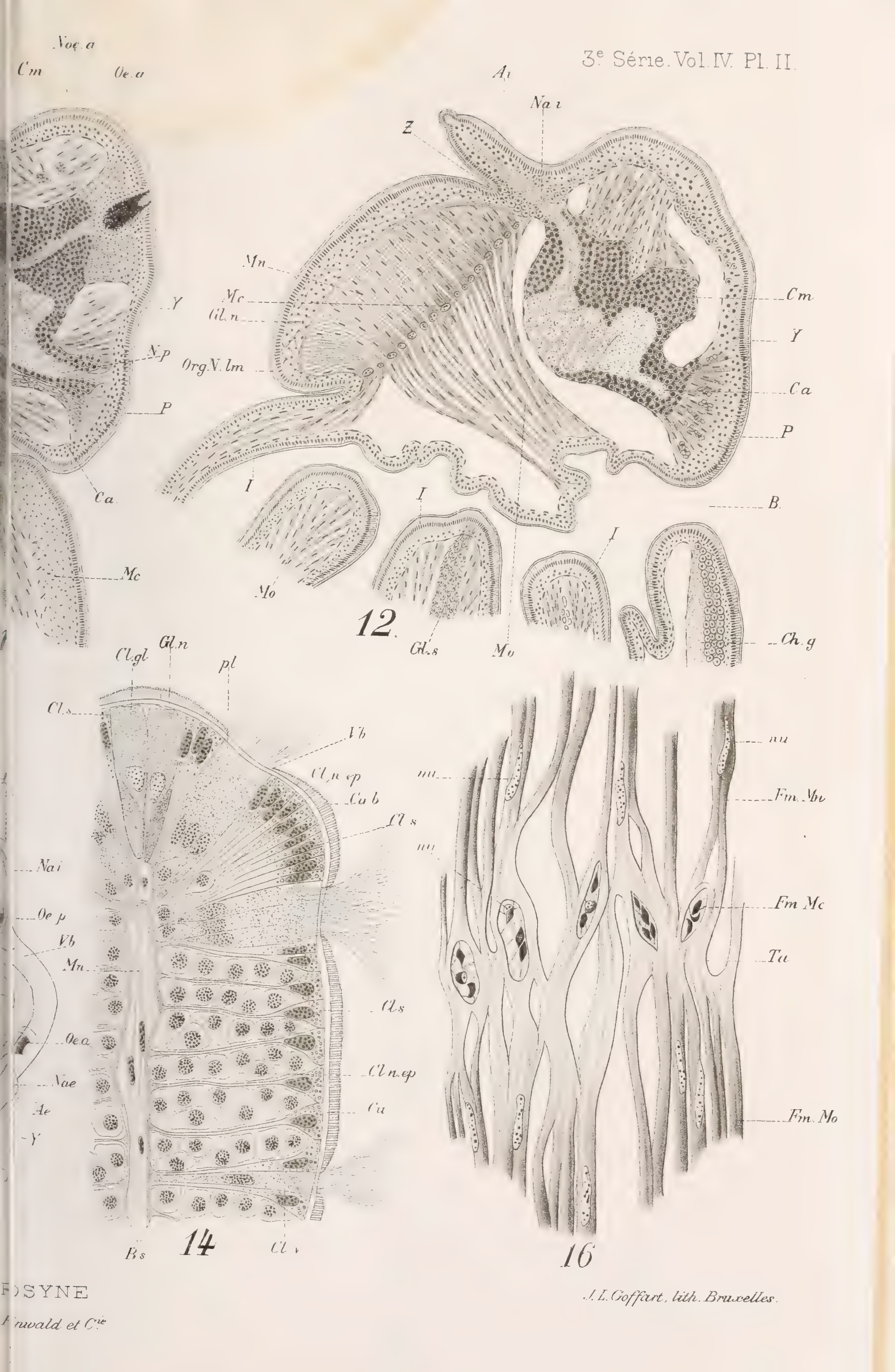

I
II
III
IV
V
Vb.
7.
1.
2.
Cp


9
3
5
6
Nai.
J.L. Goffart. lith. Bruxelles.

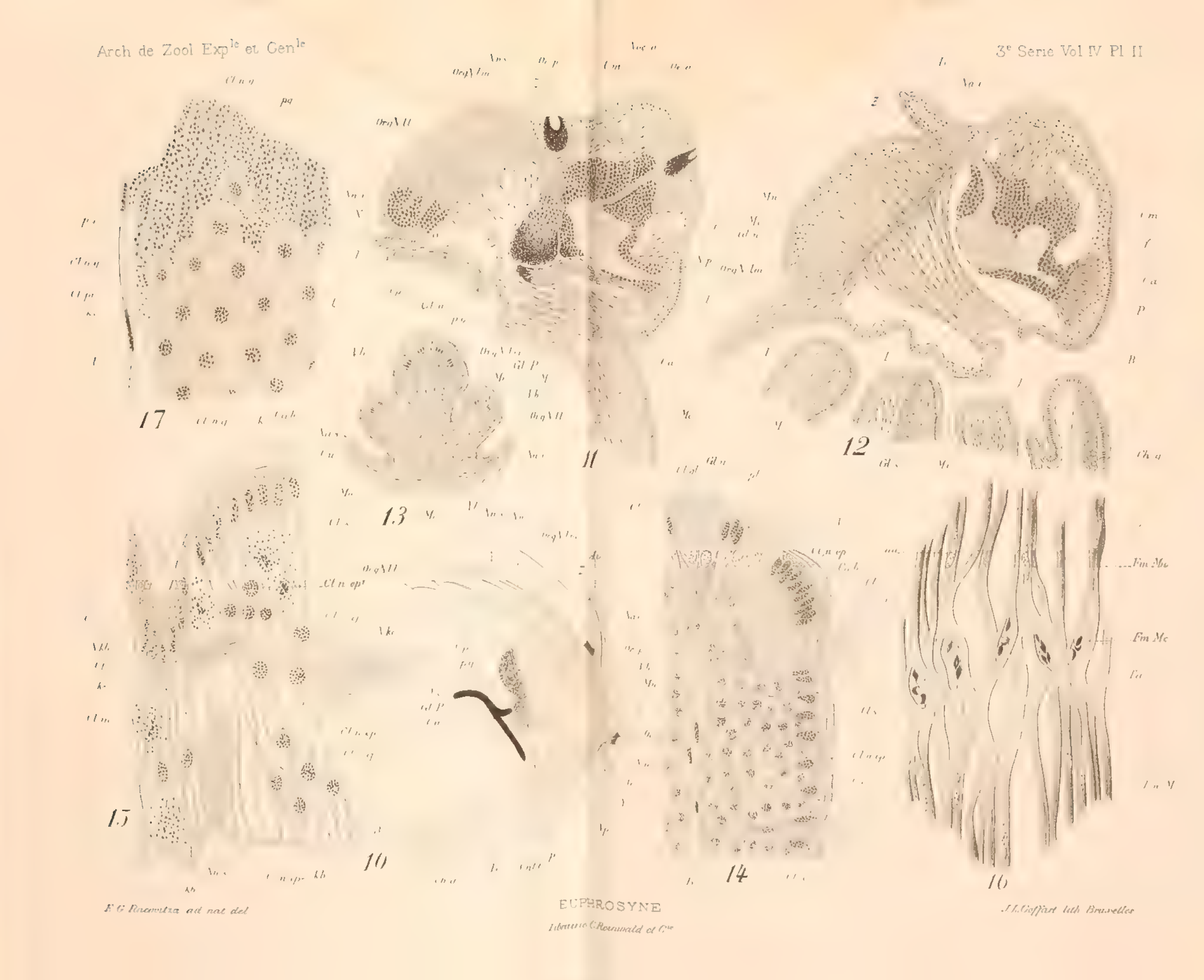


E. G. Racovitza ad nat. del.

Librai

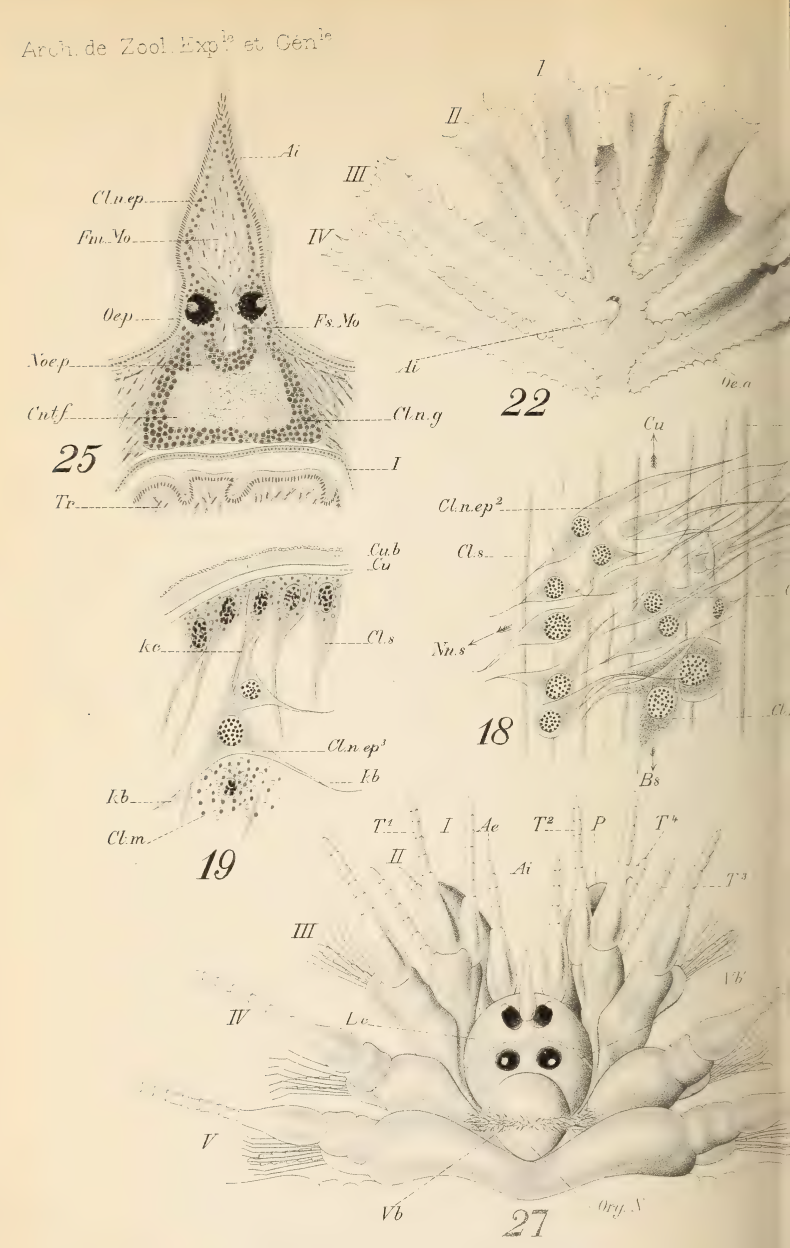


J. L. Goffart, lith. Bruxelles.



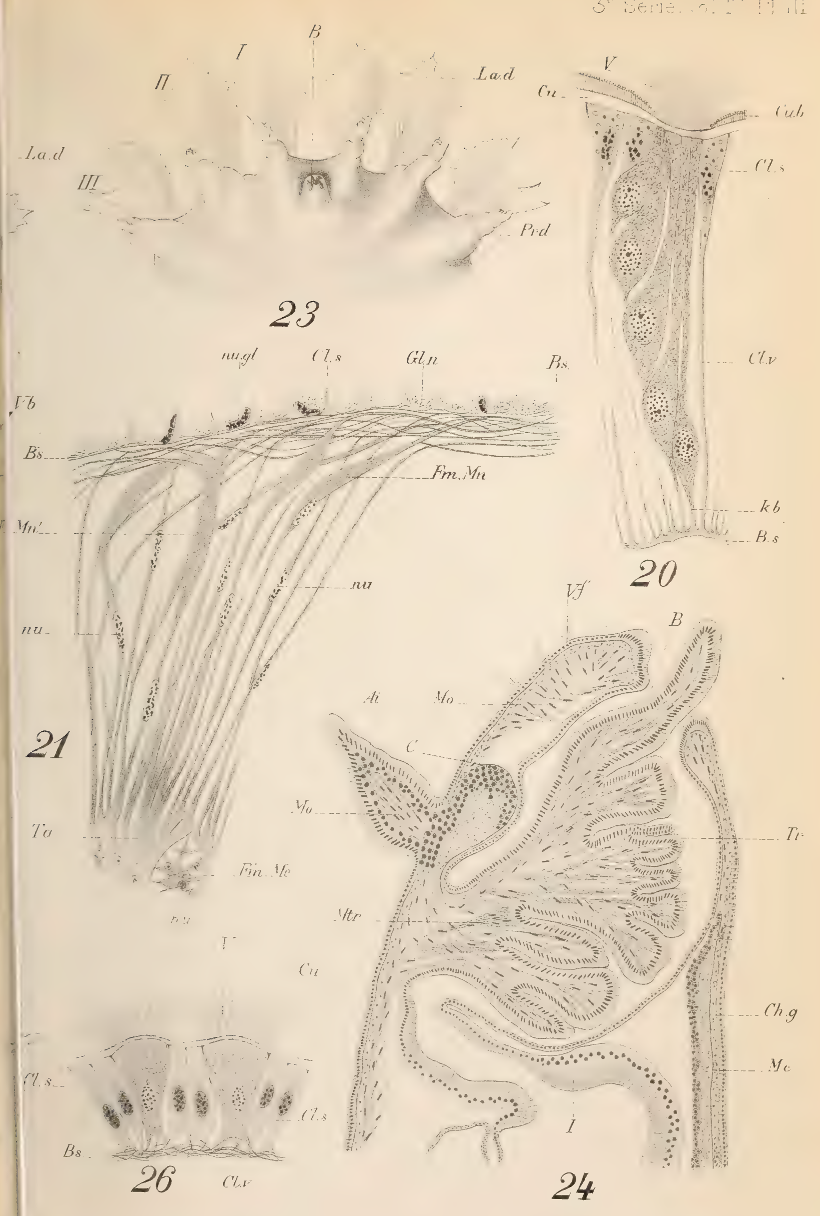
F G Racovitza ad nat del   EUPHROSYNE   J L Goffart lith Bruxelles

Librairie C Reinwald et C[ie]



E. G. Racovitza, ad. nat. del.

EUPHROSYNE —



CHRYSOPETALUM

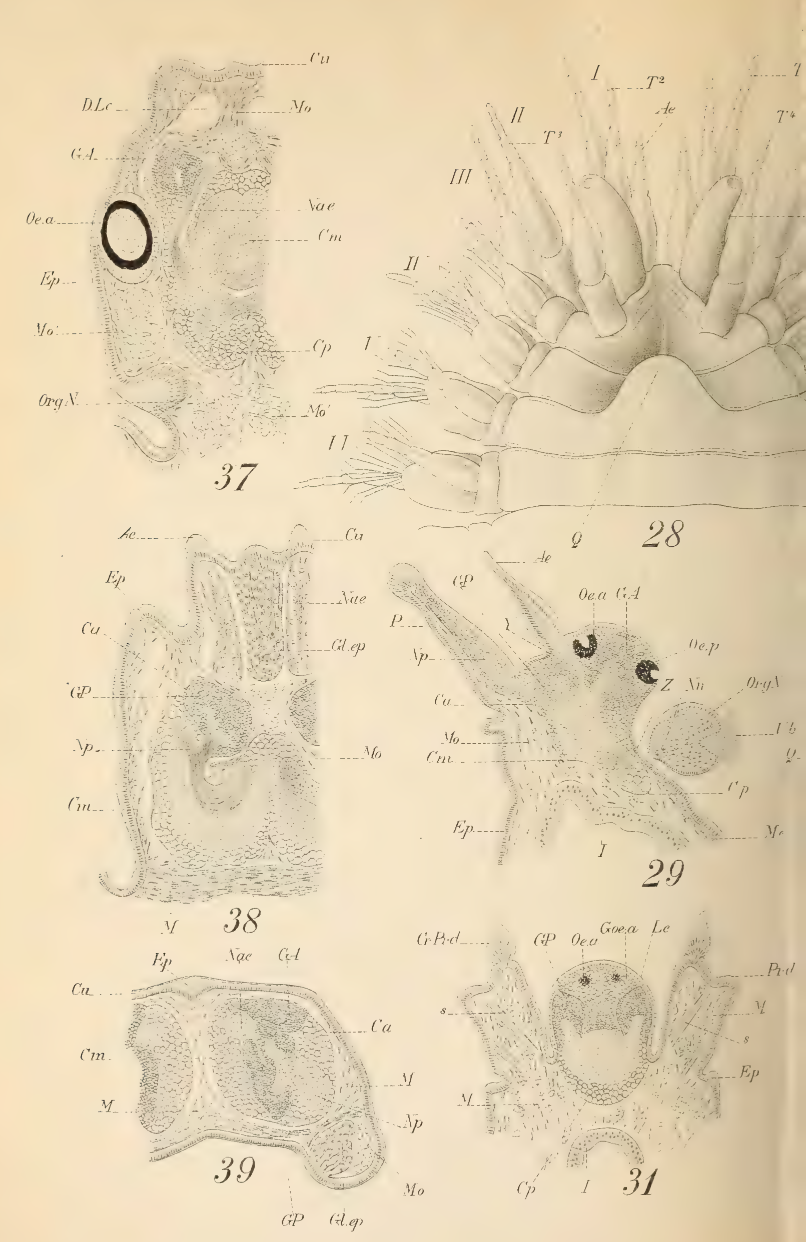
J.L. Goffart, lith. Bruxelles.

...ald et Cie



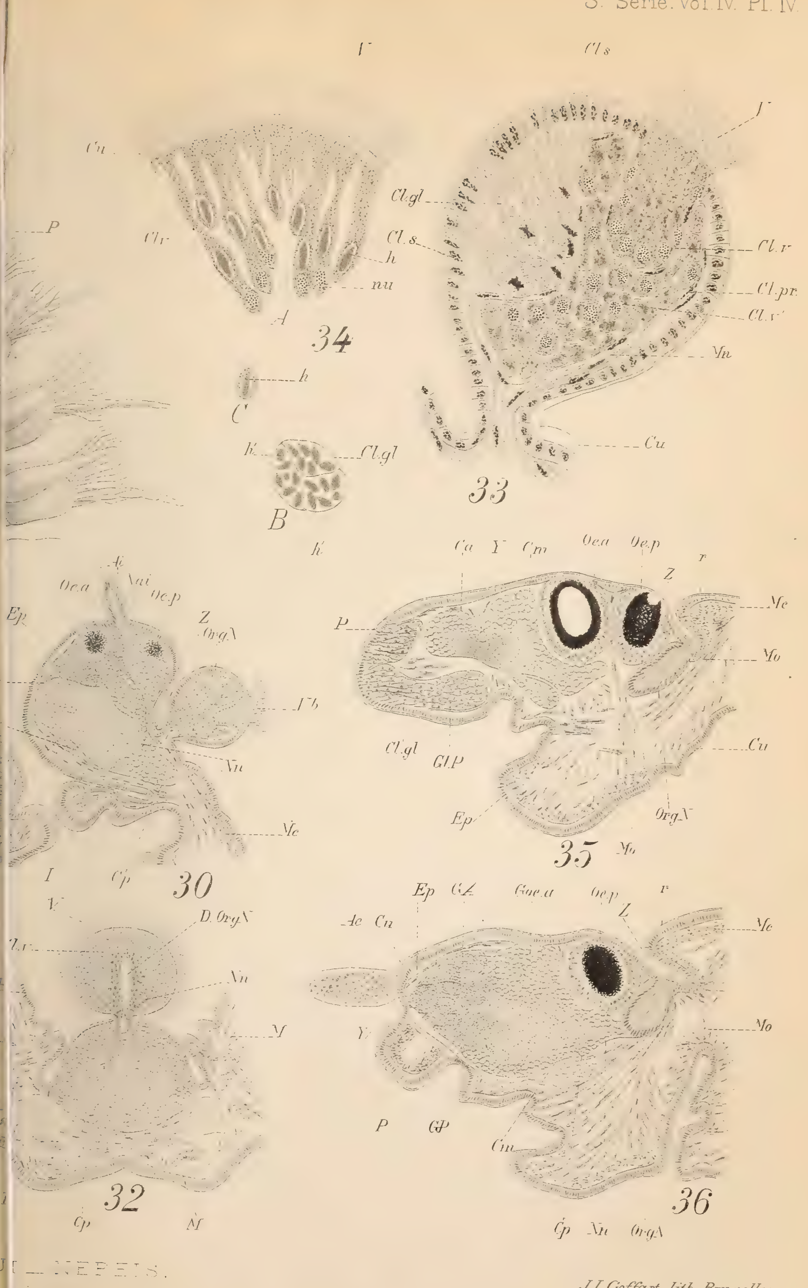
EUPHROSYNE – SPINTHER – CHRYSOPETALUM

E G Racovitza, ad nat del
J L Goffart lith Bruxelles
Librairie Reinwald et Cie



E. G. Racovitza, ad. nat. del.

CHRYSOPET

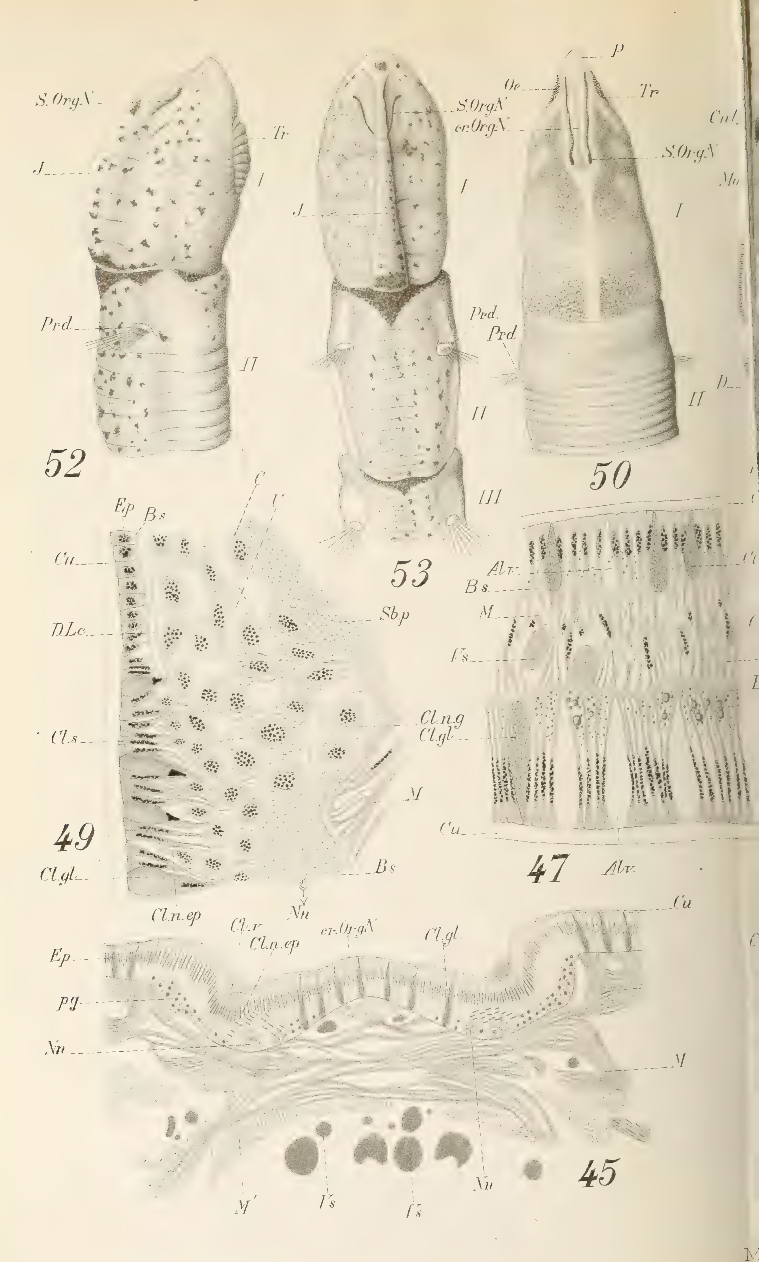


NEREIS.

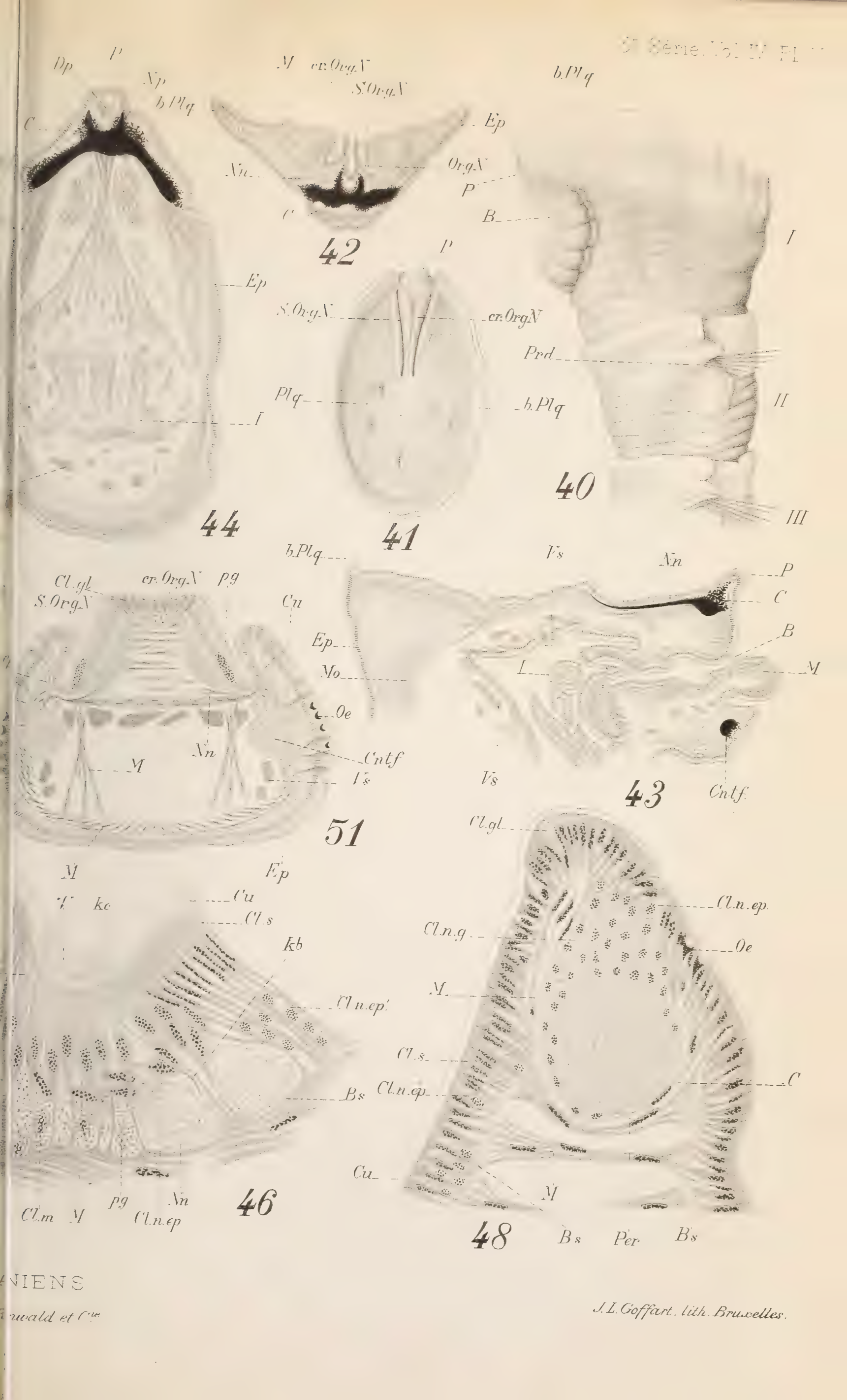
J.L. Coffart, lith. Bruxelles.



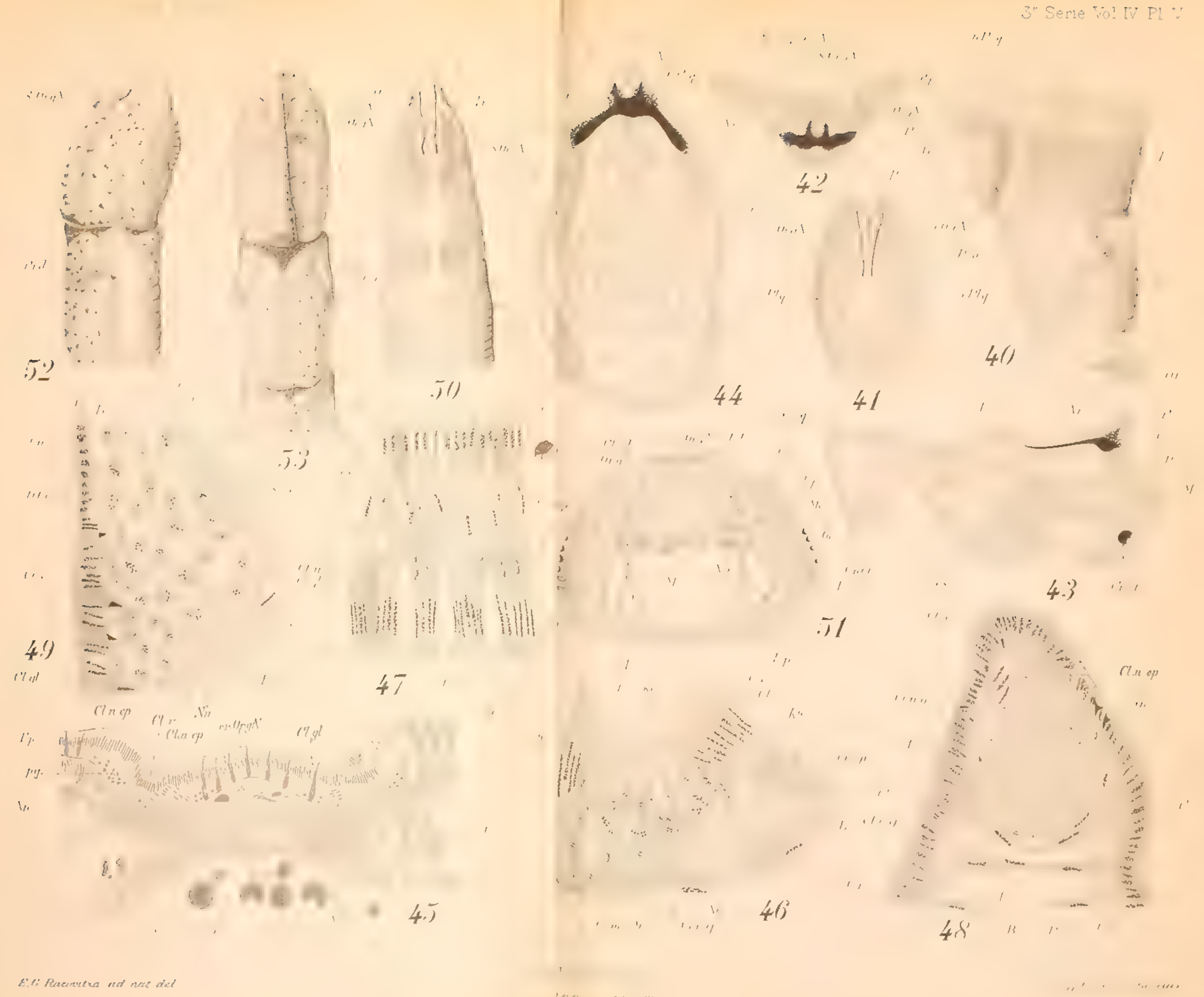
J.L. Goffart lith. Bruxelles



E.G. Racovitza, ad. nat. del.

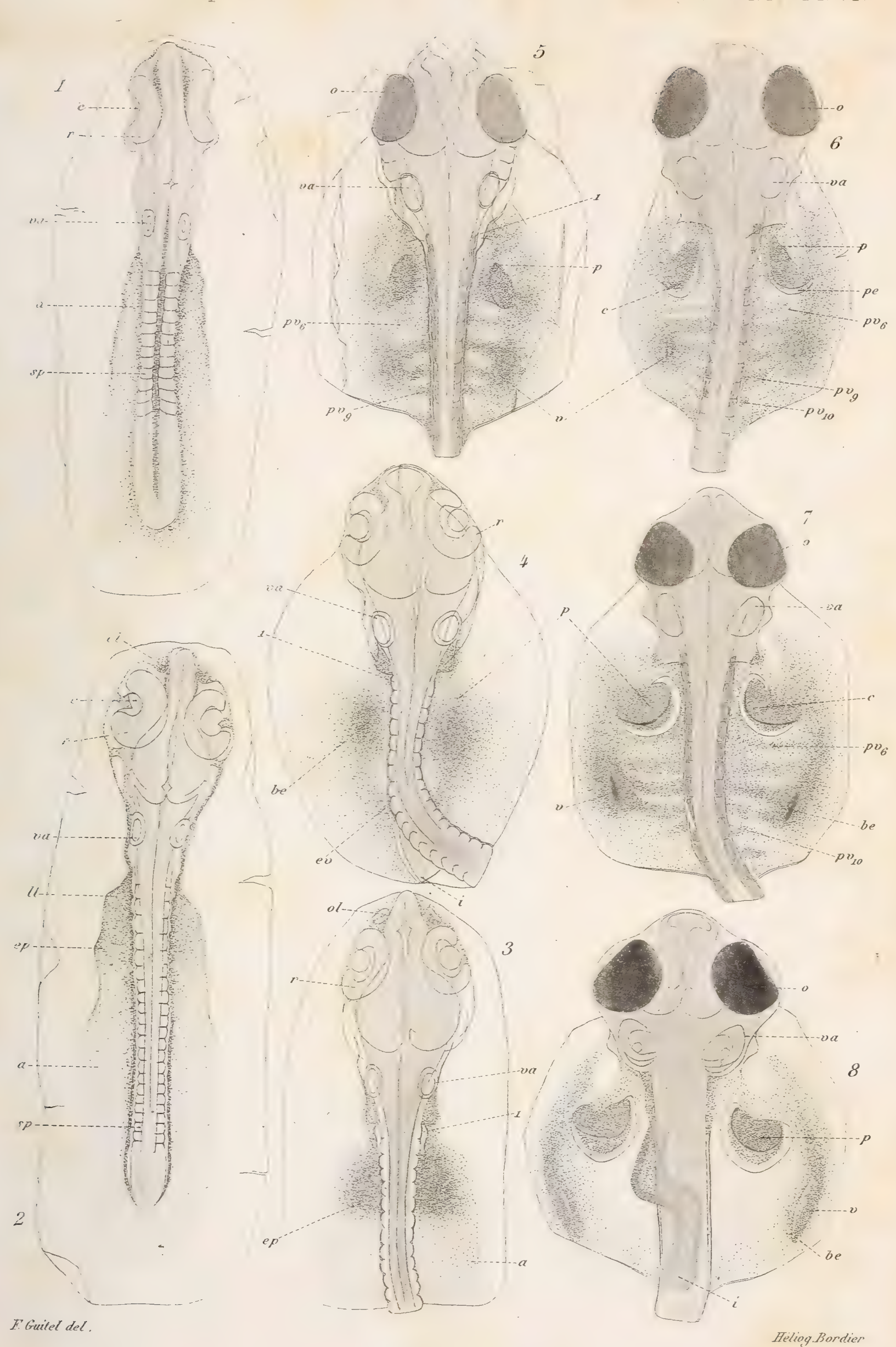


3e Série. Vol. IV. Pl.
44
42
41
40
43
51
46
48
IENS
wald et Cie
J. L. Goffart, lith. Bruxelles.



E. G. Racovitza ad nat. del.

Lith. ... C. Reinwald et Cie

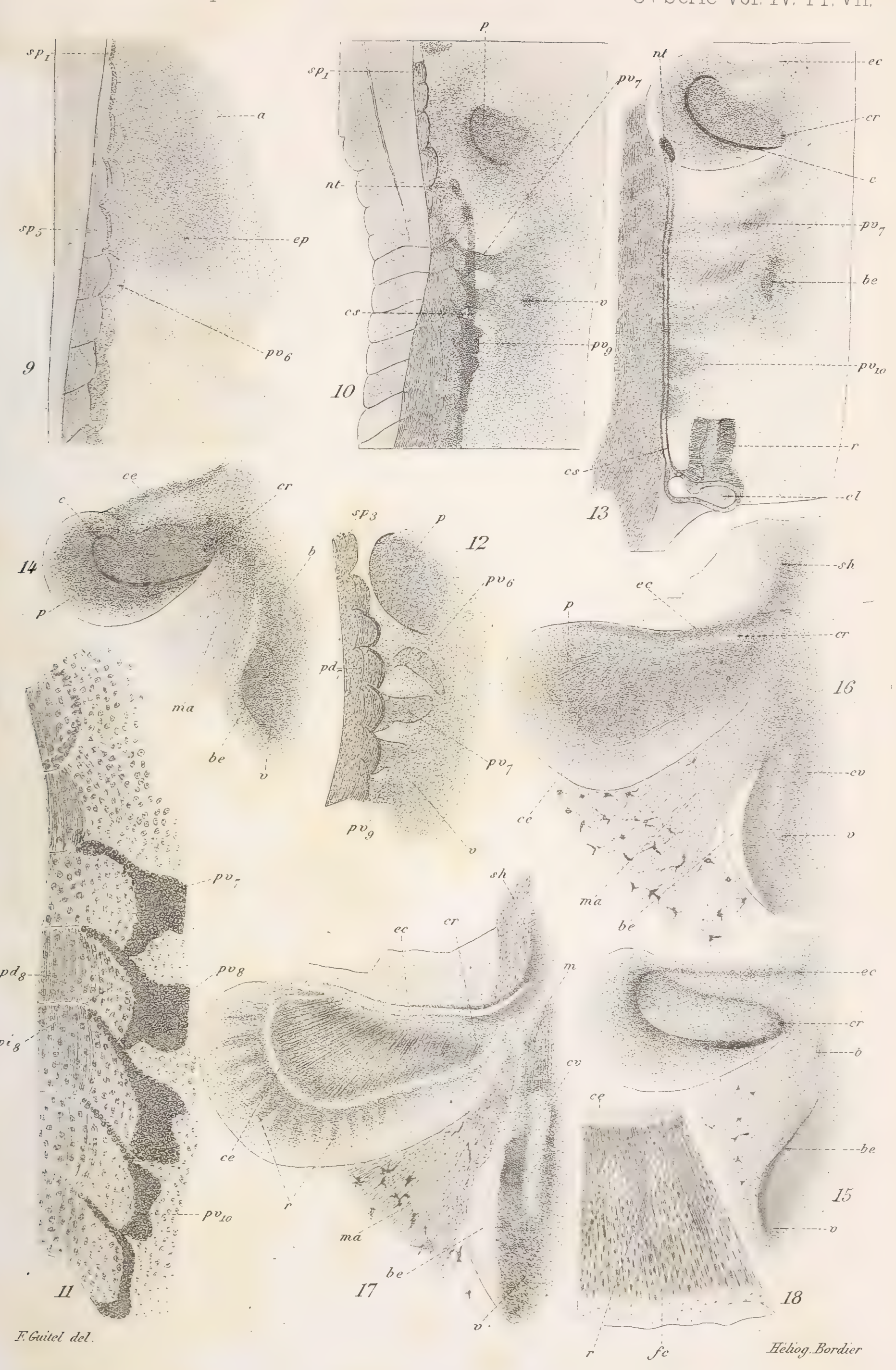


F. Guitel del.

Héliog. Bordier

CYCLOPTERUS LUMPUS

Librairie C. Reinwald

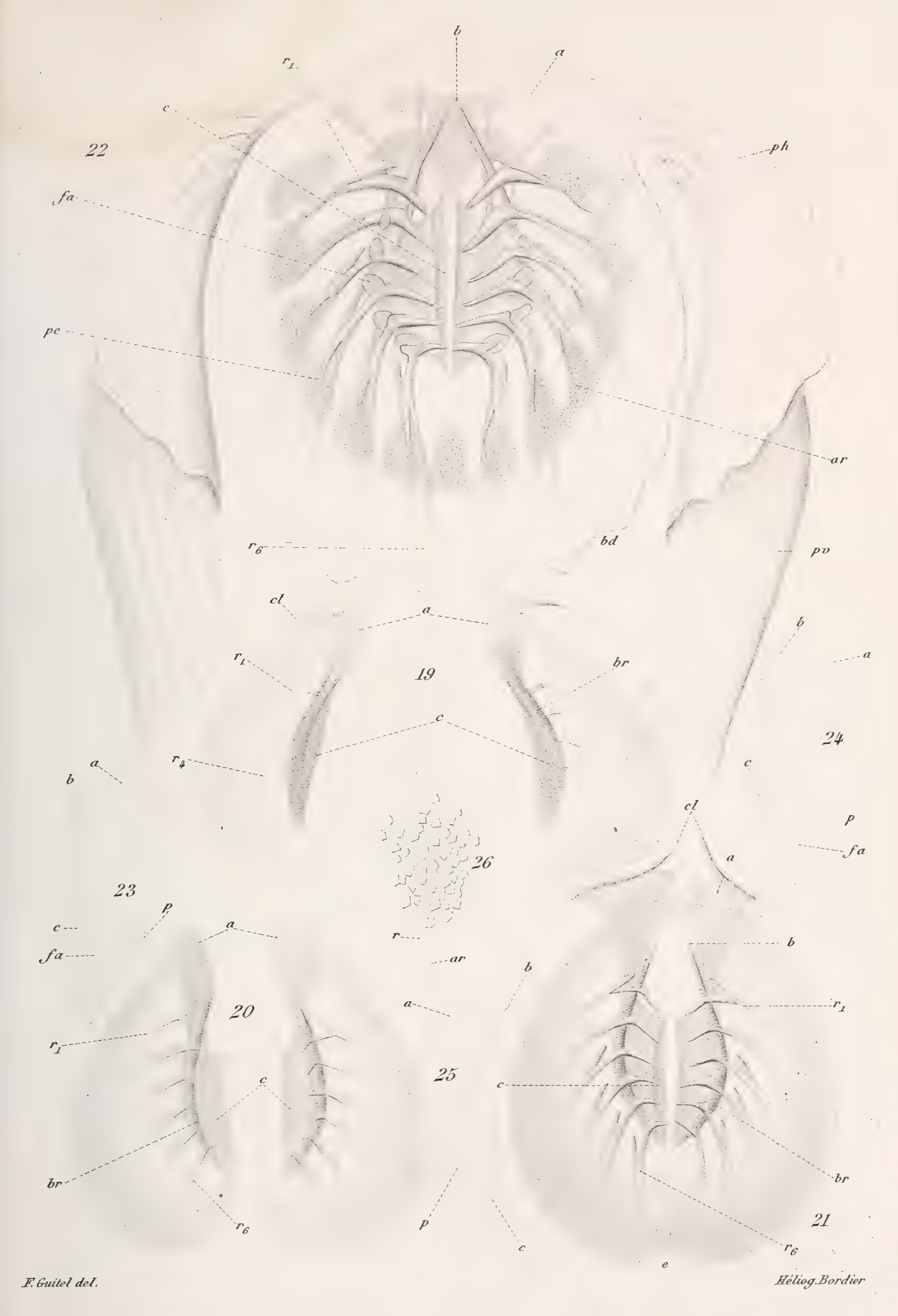


F. Guitel del.

Héliog. Bordier

CYCLOPTERUS LUMPUS

Librairie C. Reinwald

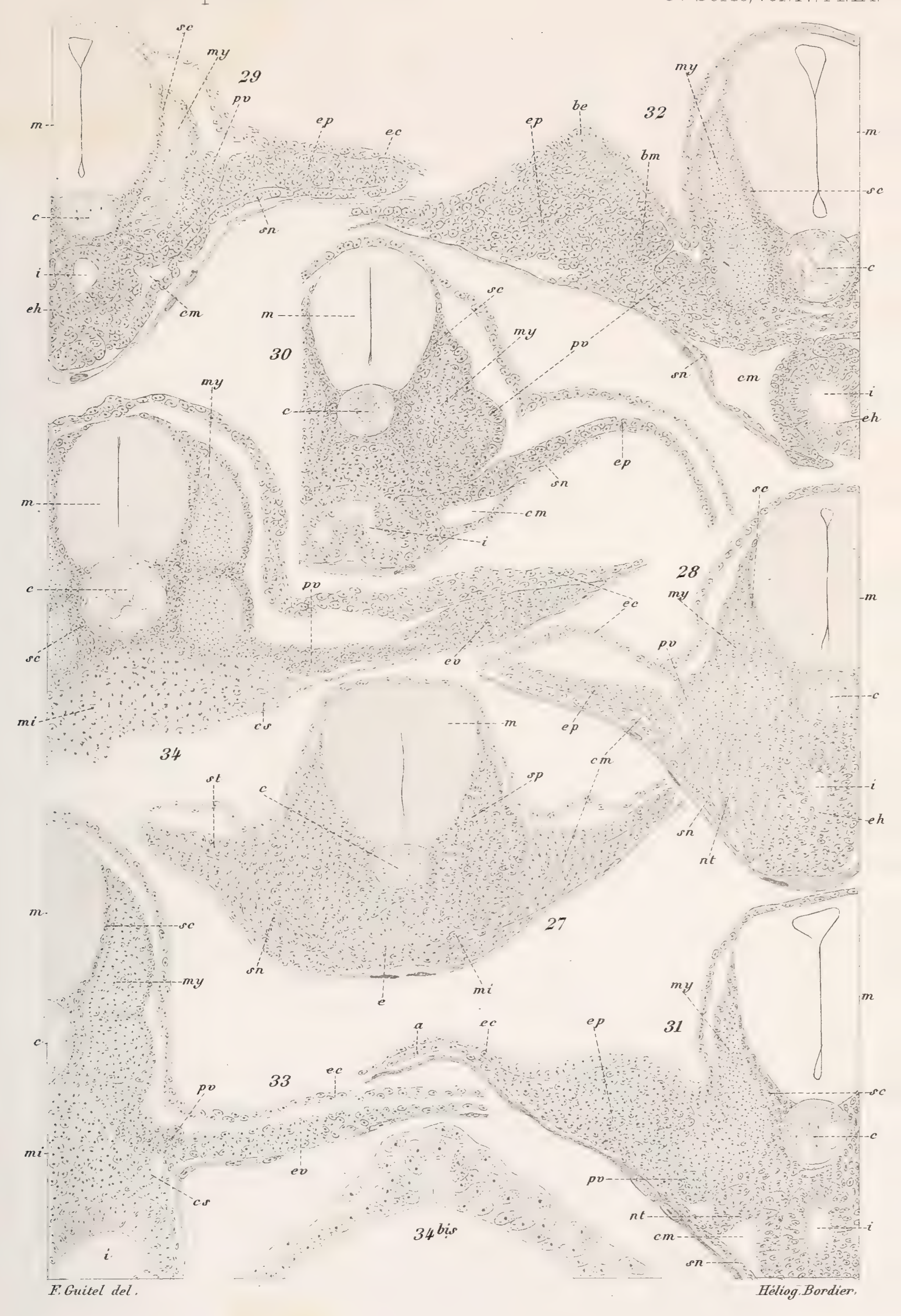


F. Guitel del.

Héliog. Bordier

NAGEOIRES DU CYCLOPTERUS

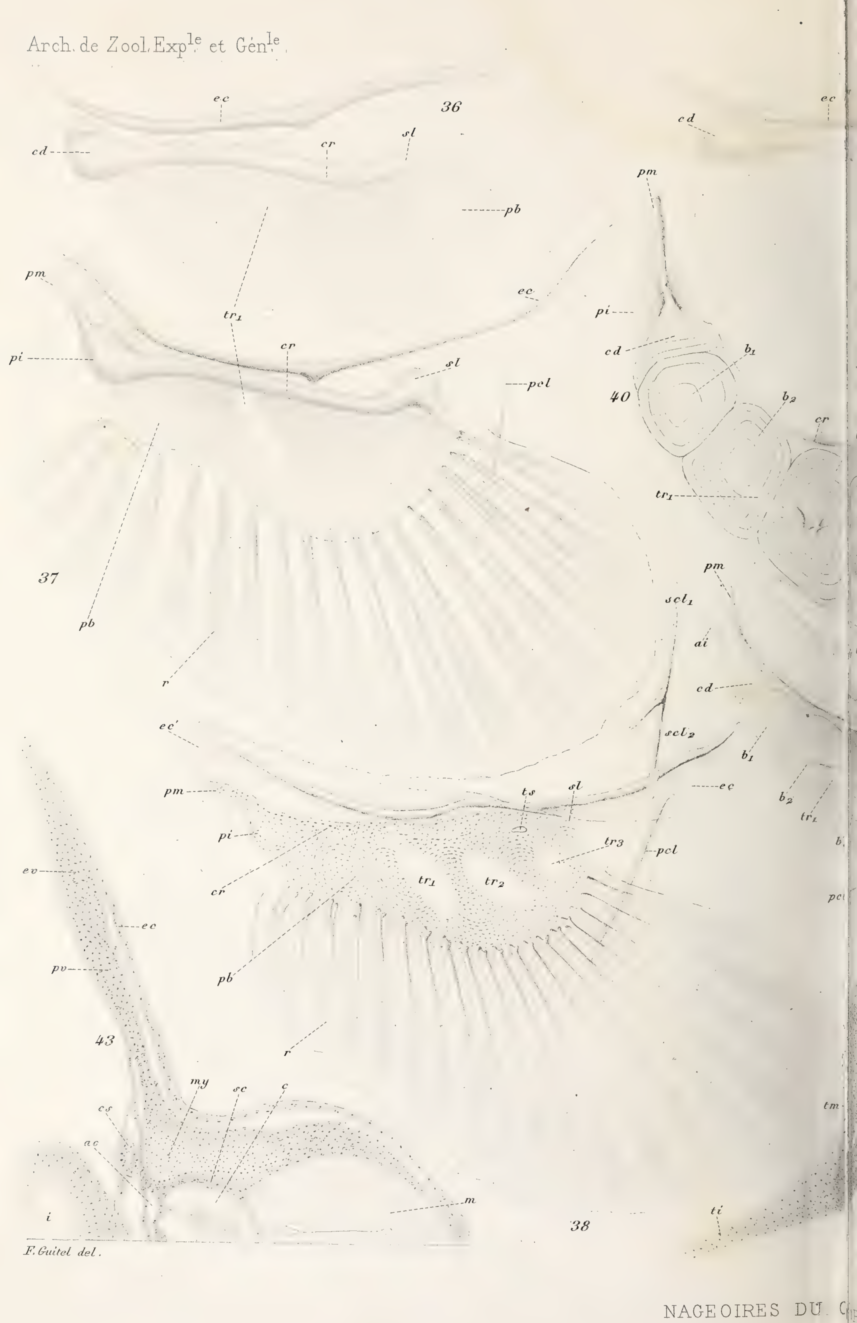
Librairie C. Reinwald



F. Guitel del.   Héliog. Bordier.

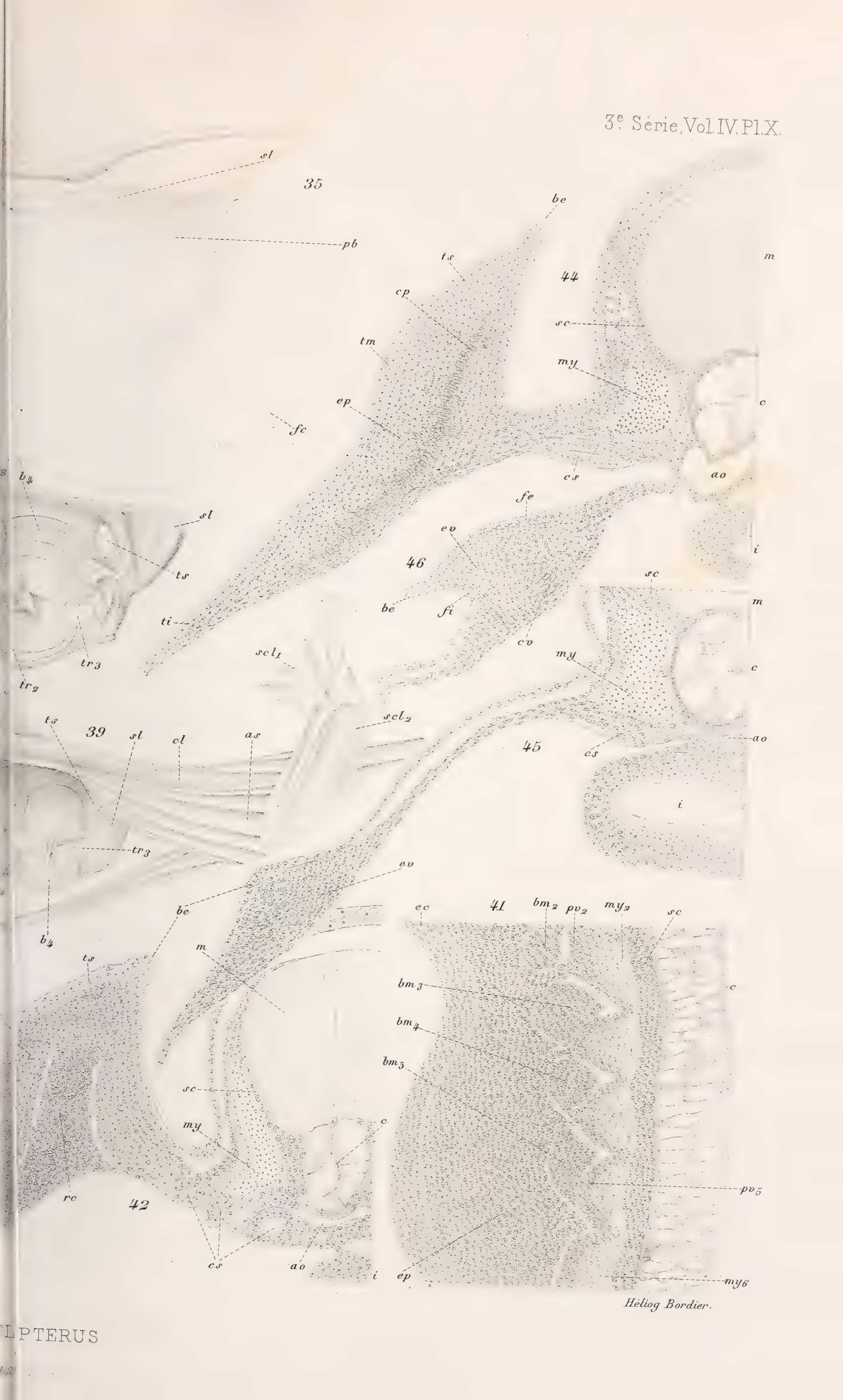
NAGEOIRES DU CYCLOPTERUS.

Librairie C. Reinwald.



NAGEOIRES DU C

Librairie C. Reinw


35
sl
pb
fc
44
be
ts
cp
tm
ep
sc
my
m
c
ao
cs
i
46
fe
ev
be
fi
cv
sc
my
m
c
cs
ao
i
45
b4
sl
ts
ti
tr3
tr2
scl1
scl2
39
ts
sl
cl
as
tr3
b4
ev
be
ts
m
41
ec
bm2
pv2
my2
sc
c
bm3
bm4
bm5
sc
my
c
rc
42
cs
ao
i
ep
pv5
my6
Héliog Bordier.

LPTERUS

NAGEOIRES DU CYC...

Imp. Lemercier

Fig. I.

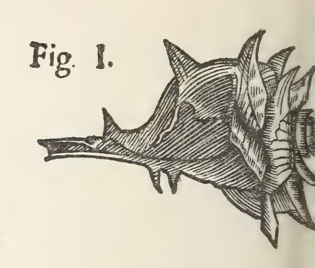


Fig. III.



Harum figurarum Pur

vero debetur Columnæ L

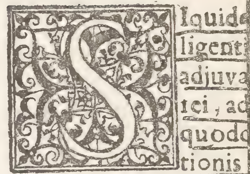
Reproduction



B. C.

Membri

§. I.



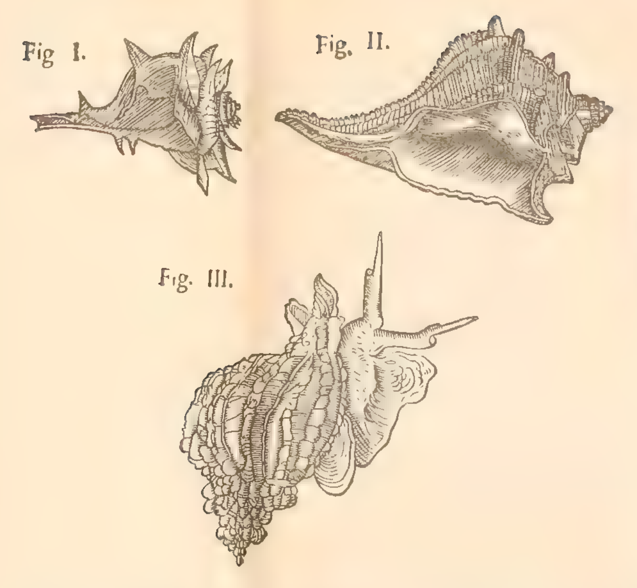
Iquide
ligenti
adjuva
rei, ad
quodd
tionis
atur: ſperamus bene
diuturniori noſtræ m
um veniam haut grava
pe quæ ſuis neque pa
involuta eſt tricis ſaleb
vero ad eruditorum
nitio nominalis, comn
:ur etymologias, bon
nymias indagine atqu
via non minus uſu qua
da, divertere non ſuſ

§. II. Cæterum ut
cæ incunabula ante
ſobit mirari, quod in
gine, mirificè varient
:iæ: Adeo ut nonnull
ina purpuræ propug

A

um duæ priores Ionſtono, poſtrema

lanche tirée de l'ouvrage de E.-J. BASK (1686).



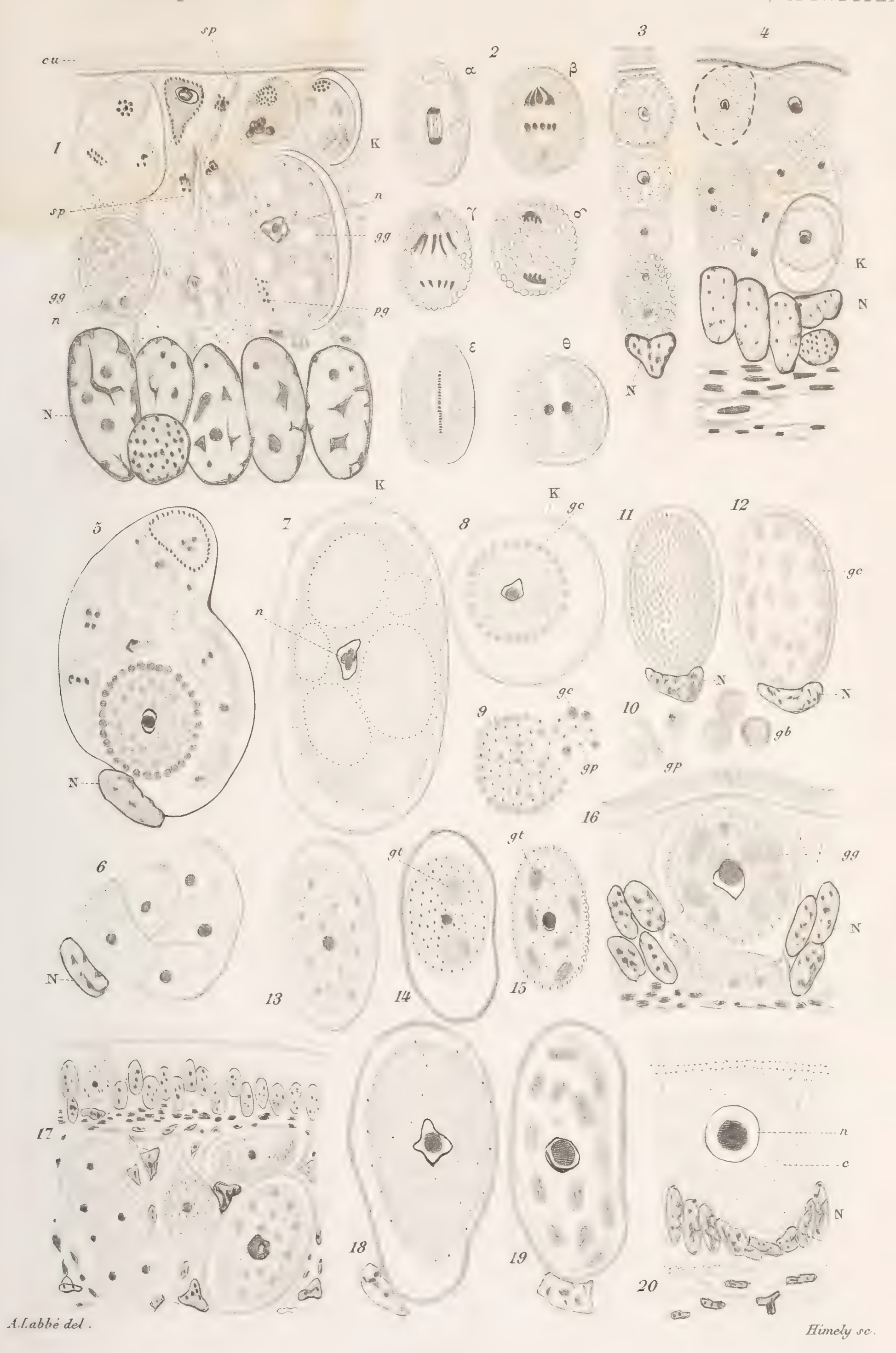
Harum figurarum Purpurarum duæ priores Ionſtono, poſtrema vero debetur Columnæ Lynceo.

B. C.

Membri

§. I.

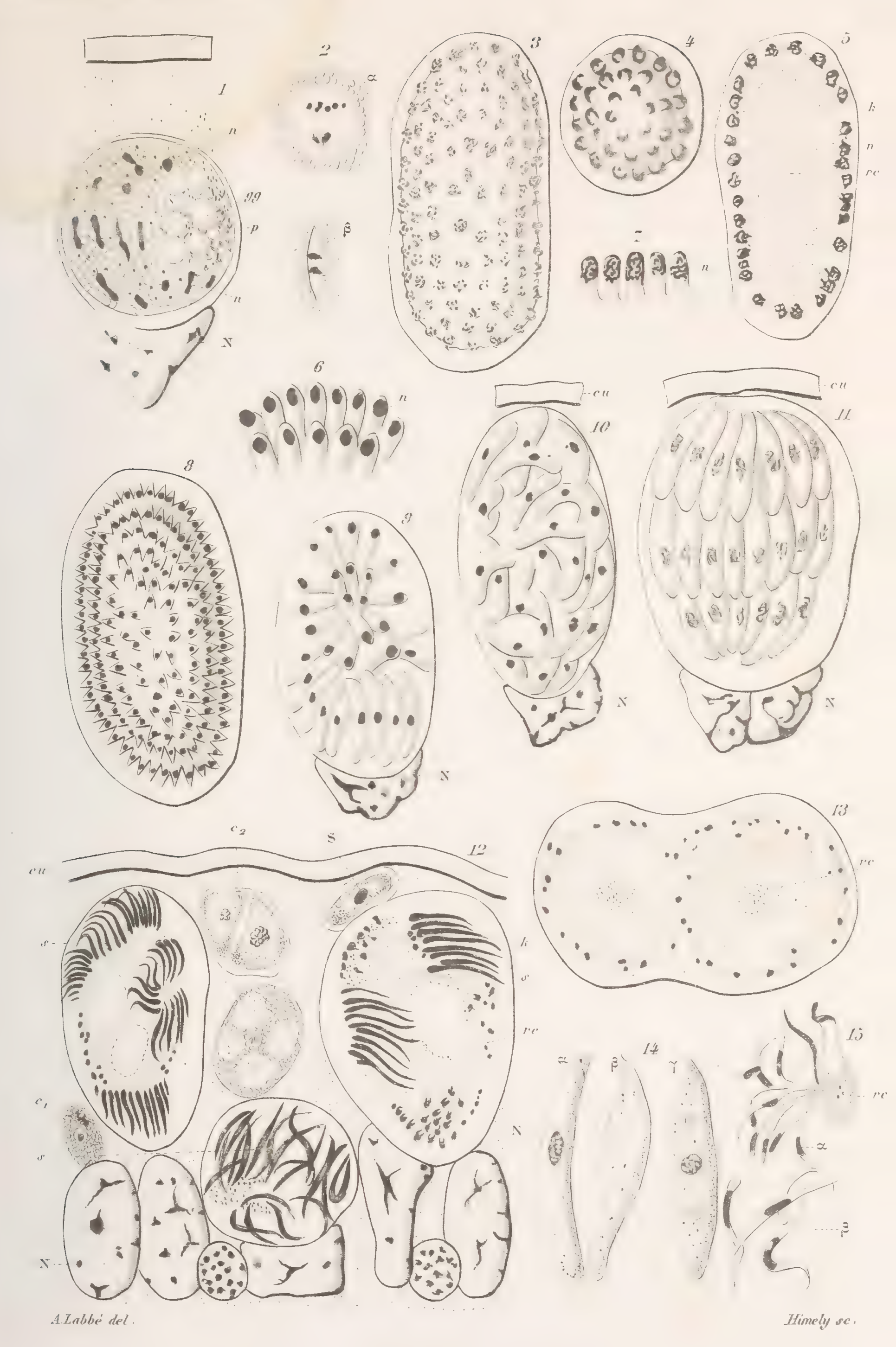
S Iquide
ligent
adjuva
rei, ad
quod
tionis
atur: ſperamus bene
diuturniori noſtræ m
uŋ veniam haut grava
pe quæ ſuis neque pa
involuta eſt tricis ſale
vero ad eruditorum
nitio nominalis, comn
:ur etymologias, bon
nymias indagine atqu
via non minus uſu qu
da, divertere non ſu
§. II. Cæterum ut
cæ incunabula ante
ſobit mirari, quod in
gine, mirificè varient
:iæ: Adeo ut nonnull
ina purpuræ propug
A



A. Labbé del. Himely sc.

COCCIDIES
Stade intracellulaire _ Divisions intracellulaires.

Librairie C. Reinwald.

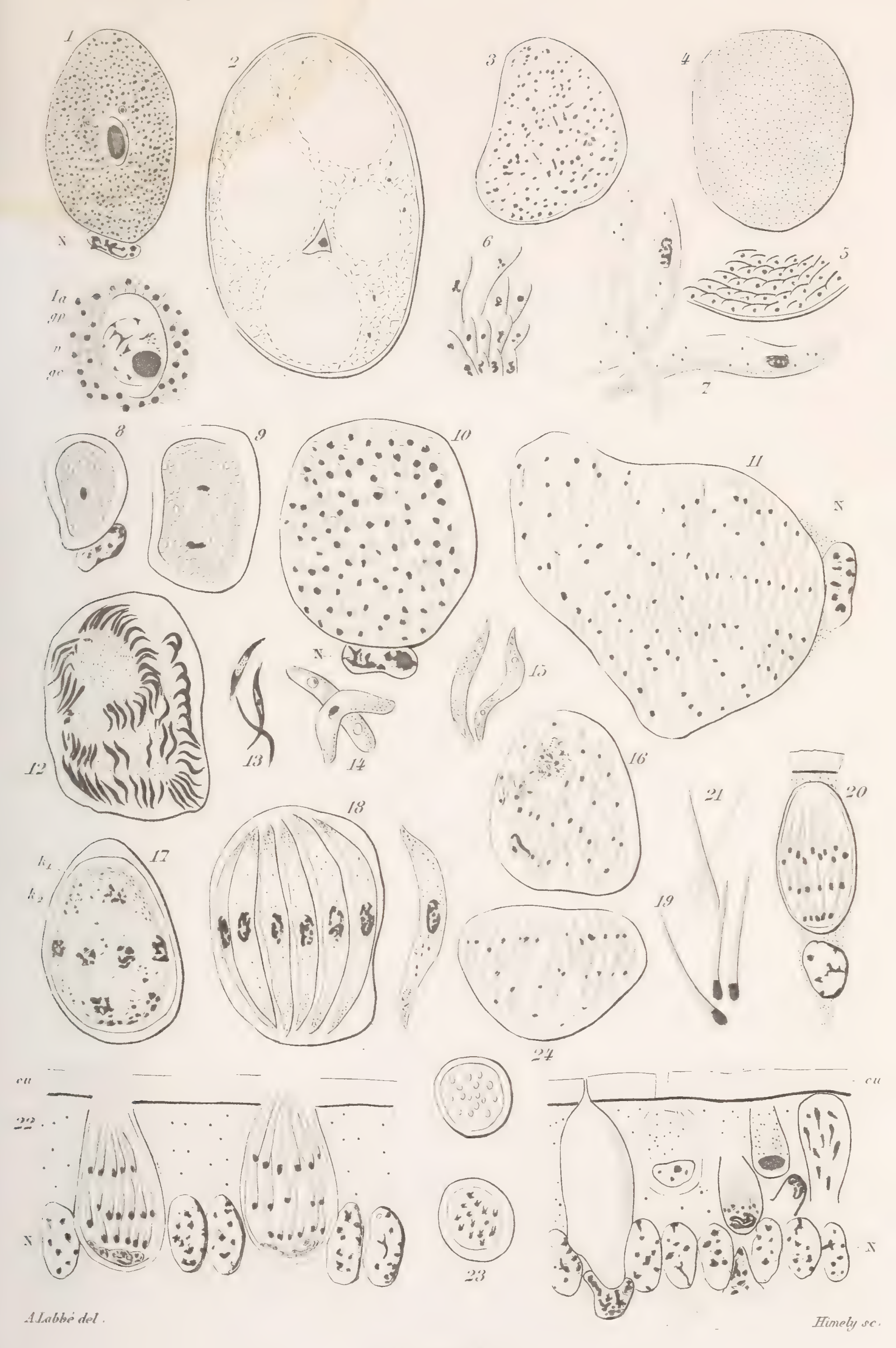


A. Labbé del. Himely sc.

COCCIDIES.

Pfeifferia Tritonis. nov. sp.

Librairie C. Reinwald



A. Labbé del.

Himely sc.

COCCIDIES

Pfeifferia _ Eimeria _ Rhabdospora

Librairie C. Reinwald.



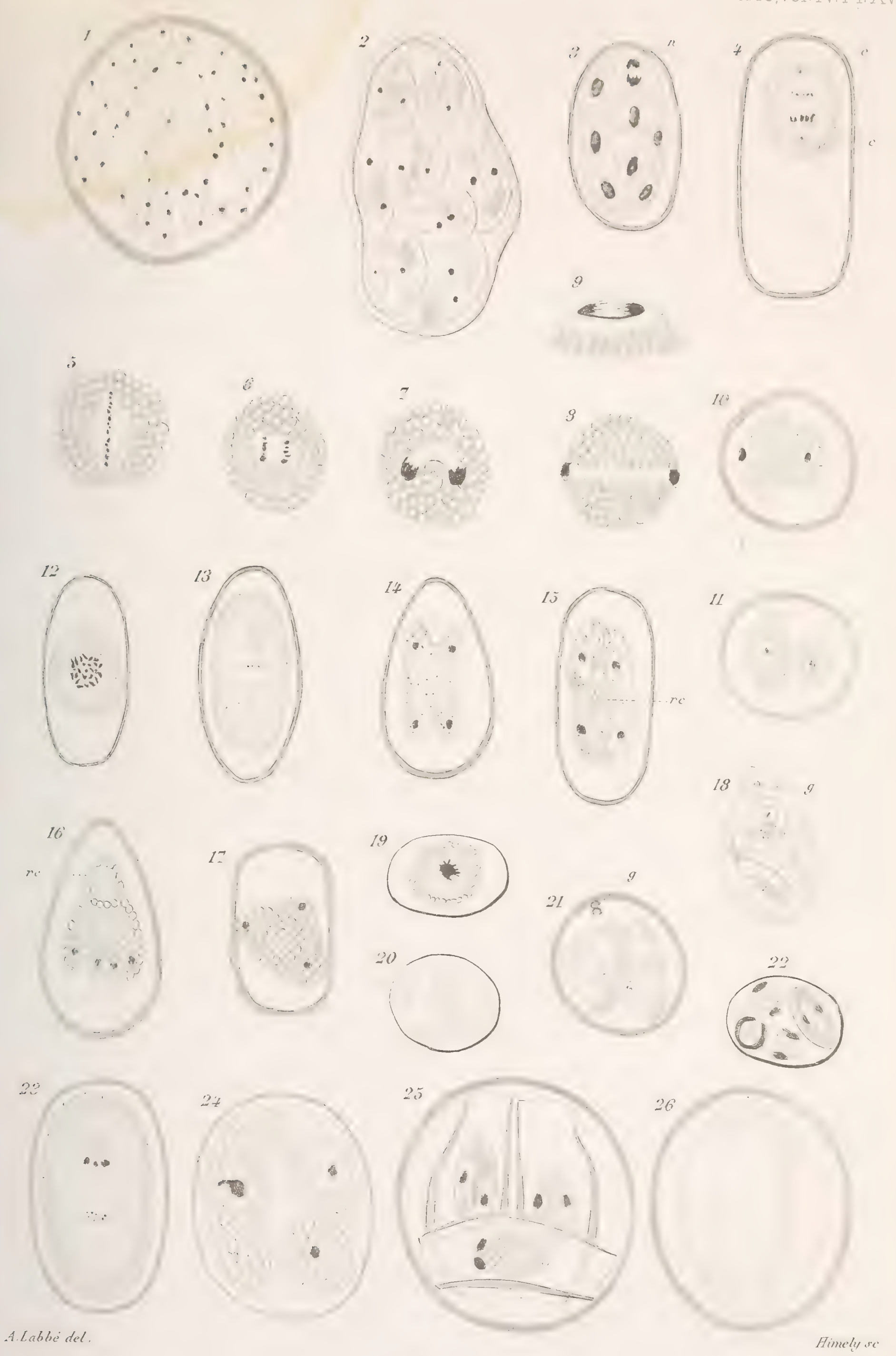
Klossia _ Sporulation.

Librairie C. Reinwald.



Kl[illegible] _Sporulat[illegible]

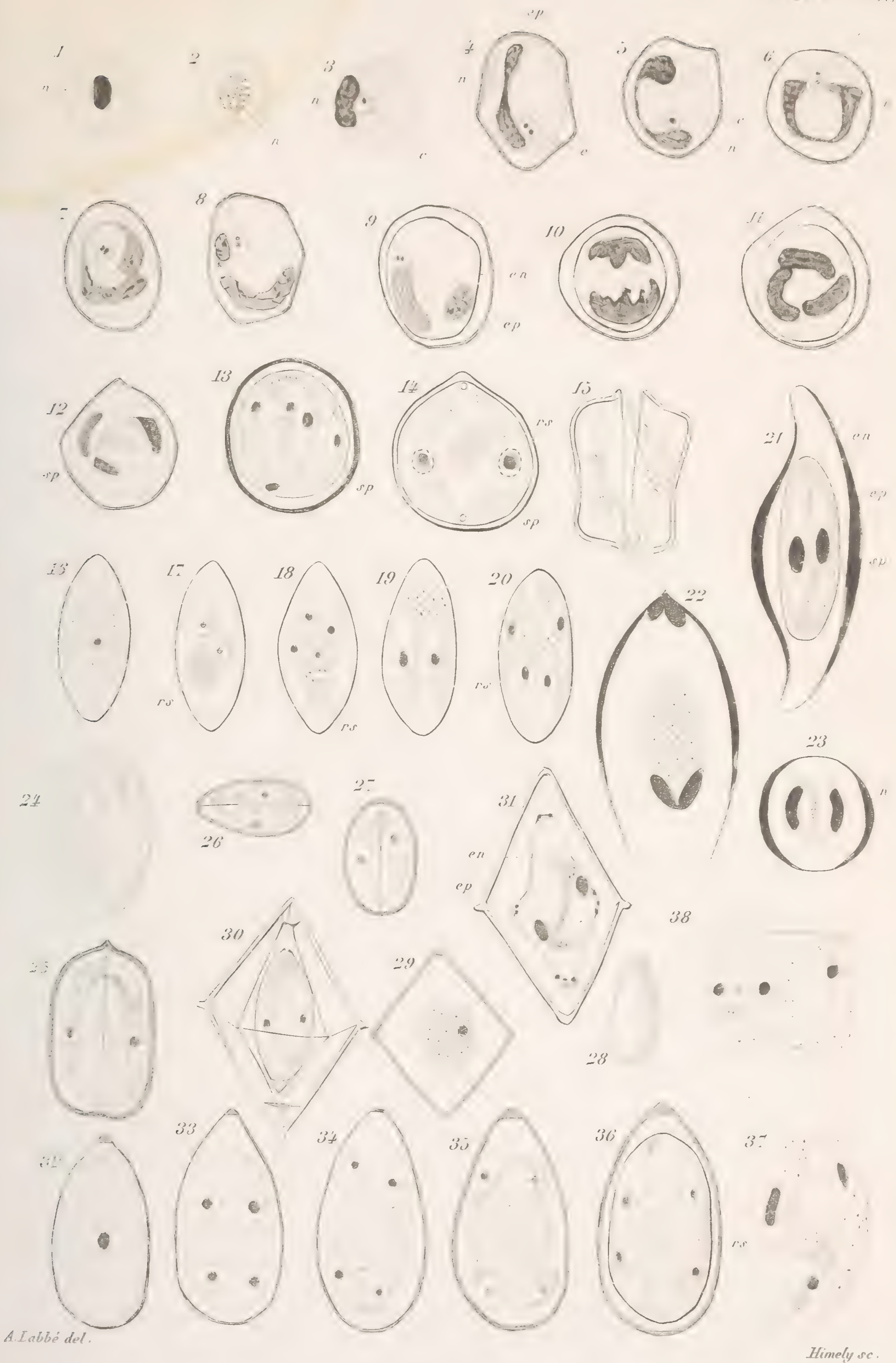
Librairie [illegible]



A. Labbé del.   Himely sc.

COCCIDIES
Sporulation.

Librairie C. Reinwald.



A. Labbé del.

Himely sc.

COCCIDIES

Spores

Librairie C. Reinwald.





Doct. Eder chrom. phot. *Lœvy lith. Vienne.*

POURPRE DE LA *PURPURA HÆMASTOMA*



Doct. Eder chrom. phot. *Lœvy lith. Vienne.*

POURPRE DU *MUREX TRUNCULUS*


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01353 4417